

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ I

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1965

ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества акад. В. Н. Сукачев, Е. Г. Бобров, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, действ. член ВАСХНИЛ П. М. Жуковский, О. В. Заленский, М. М. Ильин, Л. В. Кудряшев, М. В. Культиасов, чл.-корр. АН СССР В. Ф. Купревич (главный редактор), чл.-корр. АН СССР Е. М. Лавренко, Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин (секретарь), С. Ю. Липшиц, Т. А. Работнов (зам. главного редактора), В. П. Разумов, Л. Е. Родин, В. П. Савич, С. Я. Соколов, Чл.-корр. АН СССР В. Б. Сочава, В. В. Суворов, чл.-корр. АН АрмССР А. Л. Тахтаджян, Б. А. Тихомиров (зам. главного редактора), А. П. Толмачев, действ. член АН БССР Н. В. Турбин, С. Н. Тюремнов, Ан. А. Федоров, А. А. Юнатов, М. С. Яковлев (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honory president of the U.S.S.R. akad. V. N. Sukachev, E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, P. A. Penkel, M. M. Hollerbach, M. M. Iljin, L. V. Kudryashov, M. V. Kultiasov, V. F. Kuprevicz (Editor-in-Chief), E. M. Lavrenko, D. V. Lebedev, G. G. Levin (Secretary), S. J. Lipschitz, T. A. Rabotnov (Associate Editor), V. I. Razumov, L. E. Rodin, V. V. Suvorov, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov (Associate Editor), S. N. Tiuremnov, A. I. Tolmachev, N. V. Turbin, M. S. Yakovlev (Associate Editor), A. A. Yunatov, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovskiy.

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, Попова 2
Всесоюзное ботаническое общество, Редакция «Ботанического журнала»

УДК 581.132 : 582.263

Т. А. Глаголева, Н. С. Мамушина и О. В. Заленский

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА МЕТАБОЛИЗМ
УГЛЕРОДА C^{14} У *CHLORELLA PYRENOIDOSA* Chick

С 4 рисунками

(Получено 15 VI 1964)

Одним из подходов к изучению связи между фотосинтезом и дыханием является экспериментальная проверка того, как изменения в дыхательном метаболизме влияют на метаболизм углерода, поглощенного в результате последовавшего за этим изменениями фотосинтеза. В исследованиях, проведенных в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР (БИНа) на разных объектах (на полыни, ячмене и диком винограде) средством экспериментального воздействия на темновой обмен была выбрана температура. В этих работах (Заленский, 1954, 1961; неопубликованные данные Х. В. Дилова) было показано, что изменения в метаболизме органических веществ при фотосинтезе в виде общей схемы, по-видимому, представляют собой зеркальное отображение тех изменений, которые происходят в дыхательном обмене. Было сделано предположение, что в результате фотосинтеза происходит ступенчатое восстановление количества органических веществ, израсходованных или видоизмененных в результате темнового дыхания, до определенного нормального уровня, свойственного тому или иному виду.

Опираясь на эти данные, мы предприняли исследование на хлорелле, задачей которого являлось выяснение характера и степени изменений в метаболизме основных групп органических веществ, возникающих в результате последствия на хлореллу различной температуры. Кроме того, большой интерес представляло проследить, в течение какого времени будут иметь место эти изменения. Следует отметить, что для одноклеточных водорослей зависимость метаболизма от температуры почти не исследована, в отличие от воздействия этого фактора на такие показатели, как цикл развития (Morimura, 1959; Sorokin a. Krauss, 1962), скорость роста (Hall-dae a. French, 1958), продуктивность (Sasa a. Nichei, 1954) и интенсивность фотосинтеза (Sorokin, 1958).

При выборе фактора температуры как средства экспериментального изменения темнового (дыхательного) метаболизма мы руководствовались следующими соображениями: а) действие температуры неспецифично в отличие от действия ядов, б) под влиянием температуры могут сдвигаться скорости отдельных реакций, не вызывая существенных изменений в путях превращения веществ, а) в определенном диапазоне температура не вызывает изменения отдельных структур клетки.

Методика и условия постановки опытов

Условия постановки опытов включали 5 основных этапов: 1) выращивание водорослей; 2) изменение дыхательного обмена водорослей путем воздействия на суспензию различной температурой; 3) фотосинтез водорослей в атмосфере $C^{14}O_2$; 4) фикса-

дия материалов в динамике; 5) радиохимический анализ материала. Остановимся кратко на каждом из разделов.

Выращивание *Chlorella pyrenoidosa* на первых этапах работы проводилось на установке по испытанию штаммов водорослей (УИВ). В дальнейшем для экспериментов бралась суспензия водорослей, выращиваемых в специальных плоских сосудах на среде Таммля, где поддерживались постоянная интенсивность освещения (10 тыс. лк), концентрация CO_2 — 1.0—1.5% и постоянная температура — 22°. Используемый в нашей работе штамм относится к мезофильной группе, и оптимум роста для него лежит при 25—30°. При выборе опытной температуры (35°), которую мы использовали для изменения темнового обмена хлореллы, мы основывались на данных И. А. Далецкой и М. В. Чулановской (1964) по температурной зависимости фотосинтеза хлореллы. Оптимум фотосинтеза для опытного штамма лежит при 30° (для суспензии, выросшей при 20°). При 35° наблюдается некоторое снижение фотосинтеза, однако повреждения клеток при этом не отмечается.

Для определения фотосинтеза хлореллы в токе C^{14}O_2 была сконструирована камера из органического стекла толщиной в 1 см с системой отверстий на дне для продувания и перемешивания суспензии. Освещение камеры было двухсторонним и составляло 40 тыс. лк с каждой стороны. В опытах использовалась газообразная C^{14}O_2 с удельной активностью 10 мк/л CO_2 . Общая концентрация CO_2 в системе составляла 2%. Плотность суспензии в опытах равнялась 500—600 млн/мл. Как показали предварительные определения, снижения интенсивности фотосинтеза (при данной плотности суспензии и интенсивности освещения) не наблюдалось.

Для определения общего количества C^{14} , поглощенного в процессе фотосинтеза, небольшая часть суспензии отсасывалась под вакуумом через мембранный фильтр и фиксировалась в сушильном шкафу при 105°. Просчет активности производился прямо на бумажном диске. Поскольку абсолютное количество материала на фильтре было ничтожно малым (в среднем 50 млн клеток), поправка на коэффициент самопоглощения при расчетах общей активности препарата не вводилась.

Интенсивность фотосинтеза рассчитывалась из количества поглощенного C^{14} по формуле, полученной в лаборатории фотосинтеза БИНа (Заленский, Семихатова, Вознесенский, 1955).

Для проведения указанных исследований 2 пробы водорослей помещались на 5 часов в темноту в условиях двух температур — 22 и 35°. Следует отметить, что деления клеток за указанное время ни в том, ни в другом температурном варианте не происходило. После этого обе пробы водорослей фотосинтезировали в атмосфере C^{14}O_2 в течение 2 мин. при 22°, после чего часть проб фиксировалась сразу. В ряде случаев экспозиция фотосинтеза составляла 1 и 5 мин. Оставшееся от фиксации количество водорослей каждого варианта делилось на 2 части и выставлялось соответственно на свет или в темноту. Последующие пробы фиксировались через 6, 15, 30, 60, 120 и 240 мин. В полученном материале проводился радиохимический анализ по методике, принятой в лаборатории (Заленский, Семихатова, Вознесенский, 1965). Используя последовательную экстракцию различными растворителями из материала, можно выделить следующие фракции органических веществ: водно-спиртовая, пигментно-липидная, полисахариды, сложные белки. В составе водно-спиртовой фракции методом двумерной и одномерной хроматографии на бумаге выделялись индивидуальные вещества и определялось их содержание и радиоактивность. Хроматографическое определение отдельных веществ в каждом опыте проводилось в трех повторностях. Как при определении содержания отдельных веществ, так и при просчете их активности ошибка определений максимально составляла 15%.

Как известно, при работе с радиоактивным углеродом представляется возможность определять удельную активность исследуемых соединений. Это позволяет разграничивать такие процессы, как трата и новообразование веществ. При обсуждении полученных данных мы имели возможность пользоваться показателем удельной активности только для ряда веществ — свободных аминокислот и сахарозы, у которых мы определяли их количественное содержание. Количественного определения органических кислот (из-за их малого содержания в хлорелле), а также полисахаридов не проводилось, ввиду чего судить о метаболизме углерода в этих соединениях мы могли только на основании данных по их активности.

Влияние температуры на темновой метаболизм *Chlorella pyrenoidosa*

Пребывание хлореллы при температуре 35° в течение 5 часов в темноте отражается на характере темнового обмена хлореллы.

Проведенное параллельно с анализом химического состава определение интенсивности дыхания на оптико-акустическом газоанализаторе (в мг CO_2 /г сухого веса в час) показало обычную картину усиления дыхания при высокой температуре:

Вариант	1-й опыт	2-й опыт
22°	2.2	1.6
35°	4.3	4.7

Сдвиги в обмене, вызванные различным температурным режимом, обнаруживаются по изменению сухого веса (табл. 1): за 5 часов пребывания в темноте при 22° сухой вес уменьшается на 5—9%, а при 35° — на 15%. В результате воздействия высокой температурой происходит трата таких субстратов дыхания, как сахароза и крахмал, на 30—50% по сравнению с контролем.

Что касается азотистых веществ, то количество белкового азота в «теплом» варианте не только не уменьшается, но незначительно нарастает. Это находится в соответствии с рядом литературных данных о возможности синтеза новых белков в темноте при действии или последствии повышенной температуры (Chibnell, 1939; Диллов и др., 1962; Белков и др., 1962).

ТАБЛИЦА 1

Изменения в темновом метаболизме хлореллы в результате действия различных температур

Условия опыта	Сухой вес (в г)		Содержание отдельных веществ (в %, на сухой вес)							
			сахароза		аминный азот		белковый азот		крахмал	
	номер опыта									
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Исходная проба	0.315	0.350	0.8	0.4	0.1	0.1	3.6	—	—	—
5 часов темноты при 22°	0.300	0.320	0.5	0.4	0.1	0.1	4.2	—	0.3	—
5 часов темноты при 35°	0.266	0.300	0.2	0.2	0.1	0.1	4.4	—	0.2	—

Общее количество аминного азота при этом остается постоянным, однако содержание отдельных аминокислот претерпевает некоторые изменения (табл. 2). Это прежде всего относится к глутаминовой кислоте, количество которой в теплом варианте уменьшается в 2.5—3 раза по сравнению с контролем.

ТАБЛИЦА 2

Содержание свободных аминокислот в хлорелле в результате последствии температуры (в мг на 1 г сухого веса)

Условия опыта	Аспарагино- вая кислота			Глутаминовая кислота			Серин			Аланин			Глутамин		
	номер опыта														
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
5 часов темно- ты при 22°	0.6	0.8	0.8	2.6	1.8	1.4	1.0	0.3	0.4	2.3	0.9	0.8	1.4	2.1	0.8
5 часов темно- ты при 35°	0.9	1.1	0.9	1.0	0.3	0.6	1.0	0.5	0.5	2.4	0.8	0.9	1.8	2.7	1.0

Таким образом, изменения в темновом обмене хлореллы, вызванные действием температуры, касаются в первую очередь веществ углеводной природы — сахарозы и крахмала; кроме того, в этих условиях значительно снижается содержание глутаминовой кислоты.

Перейдем к рассмотрению метаболизма углерода, поглощенного в процессе фотосинтеза хлореллы, и к анализу изменений, вызванных последствием высокой температуры.

Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ у *Chlorella pyrenoidosa* при 2-минутном фотосинтезе

Как показывают результаты определений, основная доля всего углерода, поглощенного хлореллой при 2-минутном фотосинтезе, включается в вещества, растворимые в спирте и воде. Средние значения радиоактивности отдельных фракций, полученные в 7 различных опытах, были таковы (распределение C^{14} по фракциям органических веществ у хлореллы при 2-минутном фотосинтезе, в процентах от общей активности):

Фракции	Пигментно-липидная	Водно-спиртовая	Гемичеселлюлозная и крахмальная	Сложные белки
Радиоактивность	1	80	18	1

Среди веществ водно-спиртовой фракции основная активность (50—70% от общей активности материала) приходится на фосфор-органические соединения, при этом наибольшую метку несут фосфоглицериновая кислота и фосфорные эфиры глюкозы и фруктозы. Активность свободных аминокислот составляет 6—7% от общего количества активности; среди аминокислот наиболее активными оказываются аламин, аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота и серин (табл. 3). Из свободных сахаров в наших опытах меченой оказывается только сахароза. Небольшая метка наблюдается также в органических кислотах, причем основная активность найдена в яблочной кислоте. Кроме яблочной, метятся также фумаровая и янтарная кислоты.

ТАБЛИЦА 3

Распределение C^{14} среди отдельных органических веществ водно-спиртовой фракции в хлорелле при 2-минутном фотосинтезе (в % от общей активности)

Фосфор-органические соединения	Свободные аминокислоты						Сахароза	Органические кислоты		Неидентифицированные соединения
	аланин	глутаминовая кислота	глутамин	серин	аспарагиновая кислота	в сумме		яблочная кислота	в сумме	
61.5	3.0	0.5	0.8	0.7	1.0	6.9	3.2	1.5	2.6	5.6

Анализ полисахаридов показал, что при 2-минутном фотосинтезе, как правило, основная активность заключена в крахмале. При хроматографировании гидролизатов крахмала и гемицеллюлозы большая часть метки обнаруживается в глюкозе. Эти данные соответствуют результатам, полученным по включению метки в полисахариды высших растений (Andrews a. Hough, 1958; Mortimer a. Wylam, 1962).

Изменения в характере распределения C^{14} среди отдельных органических веществ у *Chlorella pyrenoidosa*

В ходе обработки данных отдельных опытов с *Chlorella pyrenoidosa* были установлены значительные колебания в характере распределения C^{14} в отдельных фракциях и органических веществах.

В поисках возможных причин, определяющих указанные колебания, мы попытались сопоставить величину интенсивности фотосинтеза в отдельных опытах с характером распределения ассимилированного углерода среди органических веществ. В общих чертах удается установить корреляцию между интенсивностью фотосинтеза и степенью включения метки в полимерные соединения: более высокой интенсивности фотосинтеза соответствует больший процент углерода, включающегося в состав полисахаридов (крахмал и гемицеллюлозу; табл. 4).

Как показали результаты опытов, при использовании для фотосинтеза 1% углекислоты для суспензии хлореллы относительно большой плотности (500—600 млн/мл), — этого количества CO_2 при малой скорости прокачивания и недостаточном распылении может не хватать для насыщения процесса фотосинтеза. Поскольку мы в отдельных опытах использовали суспензию хлореллы различной плотности, то вполне вероятно, что низкие величины интенсивности фотосинтеза, отмечавшиеся в ряде опытов (и наблюдаемый при этом характер распределения C^{14}) во многом определялся этим фактором.

С другой стороны, под влиянием последствий высокой температуры интенсивность фотосинтеза в теплом и контрольном вариантах не различается, а характер распределения C^{14} обнаруживает при этом значительные изменения. В этом случае, вероятно, происходит относительное изменение скоростей отдельных реакций в процессе фотосинтеза и не затрагивается «путь углерода» в целом. Таким образом, интенсивность фотосинтеза не всегда отражает характер распределения C^{14} среди продуктов фотосинтеза.

Имеются основания предполагать, что колебания в метаболизме C^{14} , наблюдаемые у отдельных популяций хлореллы, в наибольшей степени связаны со значительной пластичностью одноклеточных водорослей. Даже при условии работы с синхронной культурой, когда влияние внешних и внутренних факторов сведено к минимуму, в отдельных работах приводятся данные (для одних и тех же экспозиций фотосинтеза), значительно отличающиеся друг от друга (Moses и др., 1959; Stange и др., 1960).

Последствие различных температур на метаболизм углерода у *Chlorella pyrenoidosa*

Изменения в темповом обмене органических веществ хлореллы, вызванные последствием высокой температуры (35°), влияют на метаболизм углерода, поглощенного в процессе последующего фотосинтеза. Чтобы вычленить возможное влияние при этом фактора времени на метаболизм углерода, нами проводилось сопоставление характера распределения C^{14} в хлорелле до начала температурного воздействия и после выдерживания ее в течение 5 часов в темноте при 22°. Как показали определения, различий в распределении C^{14} при выдерживании хлореллы в темноте не было обнаружено (рис. 1, 2), поэтому все изменения в метаболизме углерода в «теплом» варианте могут быть отнесены за счет последствия температуры. Следует отметить, что интенсивность фотосинтеза в «теплом» варианте и в контроле после прекращения действия высокой температуры была одинаковой.

Как видно из рис. 1, под влиянием последствия высокой температуры наблюдается значительное увеличение доли активности в полимерных формах углеводов — крахмале и особенно в гемицеллюлозе (на 40—100% по отношению к контролю), которое сопровождается уменьшением активности в веществах водно-спиртовой фракции. Этот эффект выражен в отдельных опытах в разной степени и зависит главным образом от глубины изменений в предшествовавшем темновом метаболизме.

Большее включение C^{14} в полисахариды происходит за счет фосфорорганических соединений (рис. 2), доля активности которых в теплом варианте значительно уменьшается (на 40—50% от контроля). Что касается са-

ТАБЛИЦА 4

Включение C^{14} в растворимые и нерастворимые в спирте и воде соединения у хлореллы в зависимости от интенсивности фотосинтеза

Интенсивность фотосинтеза (в мг CO_2 /г час.)	Активность веществ в процентах от общей активности	
	растворимых в спирте и воде	нерастворимых в спирте и воде
262	67	33
153	81	19
122	80	20
50	90	10

харозы, то общая активность этого соединения в результате последействия высокой температуры или не изменяется, или незначительно нарастает. При этом удельная активность ее, вследствие различного содержания сахарозы в отдельных температурных вариантах опыта, оказы-

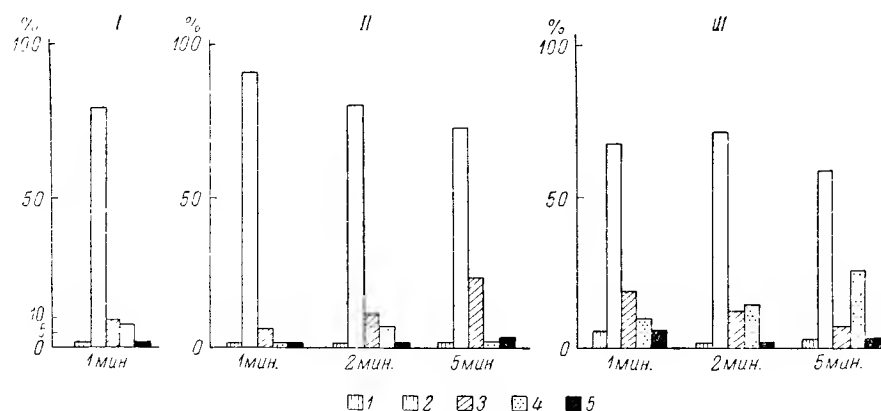


Рис. 1. Распределение C^{14} среди органических веществ хлореллы (в процентах от общей активности) при различных экспозициях фотосинтеза в результате последействия высокой температуры.

I — исходная проба; II — после 5 часов пребывания в темноте при 22° ; III — после 5 часов пребывания в темноте при 35° . На оси абсцисс — экспозиция фотосинтеза в минутах; на оси ординат — активность фракций в процентах от общей активности. 1 — пигментно-липидная фракция; 2 — водно-спиртовая фракция; 3 — крахмальная фракция; 4 — фракция гемицеллюлоз; 5 — фракция сложных белков.

вается различной. Увеличение удельной активности сахарозы в теплом варианте коррелирует с характером траты сахарозы в процессе дыхания: чем большее количество сахарозы расходуется на дыхание (табл. 2), тем больше увеличивается ее удельная активность (табл. 5).

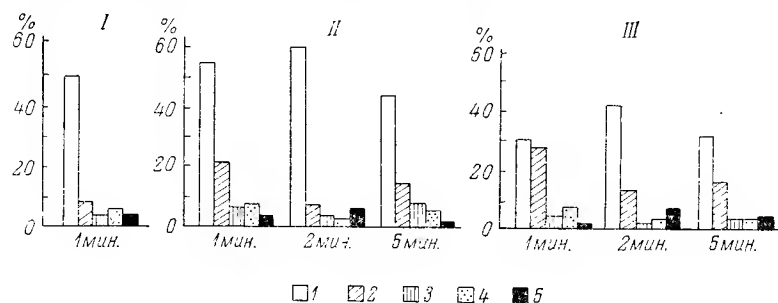


Рис. 2. Распределение C^{14} среди веществ водно-спиртовой фракции (в процентах от общей активности) у хлореллы при различных экспозициях фотосинтеза в результате последействия высокой температуры.

— исходная проба; II — после 5 часов пребывания в темноте при 22° ; III — после 5 часов пребывания в темноте при 35° . На оси абсцисс — экспозиция фотосинтеза в минутах; на оси ординат — активность веществ водно-спиртовой фракции в процентах от общей активности. 1 — фосфорорганические соединения; 2 — аминокислоты; 3 — сахароза; 4 — органические кислоты; 5 — неидентифицированные соединения.

Переходя к обсуждению вопроса о влиянии последействия высокой температуры на пути превращения отдельных аминокислот, нужно отметить, что суммарное включение C^{14} во фракцию аминокислот в теплом варианте, как правило, увеличивается (рис. 2). Так, под влиянием последействия высокой температуры изменяется соотношение активности в яблочной и аспарагиновой кислотах; активность яблочной кислоты падает почти в 2 раза, в то время как активность аспарагиновой кислоты в той же степени увеличивается (табл. 6). В теплом варианте отмечены

ТАБЛИЦА 5

Удельная активность сахарозы у хлореллы в результате последействия различной температуры (в имп. $\times 10^{-4}$ мг)

Условия опыта	1-й опыт	2-й опыт	3-й опыт
5 часов темноты при 22°	7.7	4.8	5.3
5 часов темноты при 35°	18.9	16.7	8.5

ТАБЛИЦА 6

Последействие различной температуры на включение C^{14} в яблочную и аспарагиновую кислоты у хлореллы (активность кислот в процентах от общей активности)

Условия опыта	Яблочная кислота		Аспарагиновая кислота	
	1-й опыт	2-й опыт	1-й опыт	2-й опыт
5 часов темноты при 22°	1.5	1.5	1.0	0.9
5 часов темноты при 35°	0.7	0.9	2.3	2.4

ТАБЛИЦА 7

Влияние последействия различной температуры на удельную активность свободных аминокислот хлореллы (удельная активность аминокислот в имп. $\times 10^{-4}$ мг)

Условия опыта	Аспарагино- вая кислота			Глутаминовая кислота			Серин			Аланин			Глутамин		
	номер опыта														
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Исходная про- ба	8	—	2	28	—	1	2	—	3	4	—	8	23	—	1
5 часов темпо- ты при 22°	7	29	3	36	6	1	2	—	3	3	69	8	9	22	2
5 часов темпо- ты при 35°	—	49	6	6	9	2	3	—	4	3	72	6	53	38	3

также изменения во включении метки в серин и глутаминовую кислоту: общая активность их, аналогично сахарозе, незначительно возрастает под влиянием последействия высокой температуры, а удельная активность увеличивается по сравнению с контролем в 1.5 и 2 раза соответственно (табл. 7).

Интересная закономерность была отмечена в одном из опытов, где вместо увеличения удельной активности глутаминовой кислоты резко увеличилась удельная активность глутамин (с 4400 до 23 100). О том, что в этих условиях происходит быстрое амидирование вновь образовавшейся глутаминовой кислоты, свидетельствуют данные по суммарной активности глутаминовой кислоты и глутамин (табл. 8). Если возрастание удельной активности в глутамине представляет собой частный случай, то увеличение удельной активности в глутаминовой кислоте у хлореллы под влиянием последействия высокой температуры наблюдается во всех опытах и обычно не сопровождается появлением глутамин.

ТАБЛИЦА 8

Последействие различной температуры на включение C^{14} в глутаминовую кислоту и глутамин у хлореллы (активность веществ в имп. $\times 10^{-3}$)

Условия опыта	Глутаминовая кислота	Глутамин	В сумме
5 часов в темноте при 22°	18.7	4.4	23.1
5 часов в темноте при 35°	4.9	23.1	28.1

Рассмотрев данные по характеру распределения углерода среди отдельных органических веществ в различных температурных вариантах, обратимся к анализу того, как долго сохраняются изменения в метаболизме

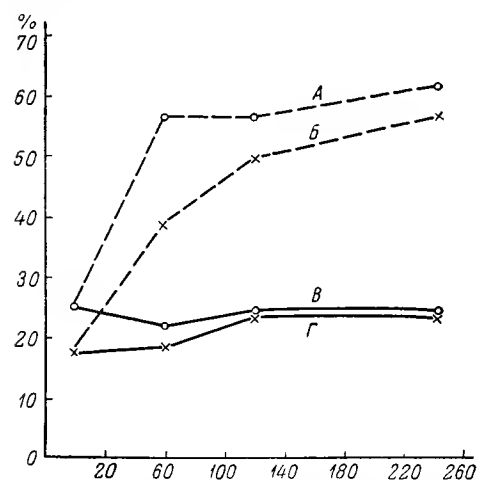


Рис. 3. Динамика включения C^{14} во фракцию полисахаридов у хлореллы на свету и в темноте в результате воздействия высокой температуры.

На оси абсцисс — время после окончания 2-минутного фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$; на оси ординат — активность фракции полисахаридов в процентах от общей активности материала. А — теплый вариант на свету; Б — контрольный вариант на свету; В — теплый вариант в темноте; Г — контрольный вариант в темноте.

Обсуждение результатов

В работе предпринята попытка выяснить, как изменения, вызванные в темновом обмене хлореллы, влияют на метаболизм C^{14} , поглощенный при последующем фотосинтезе. Экспериментальное изменение темнового дыхательного метаболизма проводилось путем воздействия на хлореллу высокой температурой (в течение 5 часов в темноте при 35°). Определения показали, что выдерживание водорослей при заданной температуре приводило к обеднению их дыхательными субстратами. Это в первую очередь относилось к сахарозе и крахмалу. Среди азотистых соединений заметные изменения наблюдались в содержании глутаминовой кислоты, количество которой в несколько раз уменьшалось по сравнению с контролем.

Вопрос о характере воздействия высокой температуры на метаболизм растений широко обсуждается в литературе (Прянишников, 1899; Петипов, Молотковский, 1956; Альтергот, 1960; Молотковский, 1961; Петипов, Размаев, 1961; Беликов, Дмитриева, 1962; Завадская, 1963). Следует отметить, что вызываемые при этом изменения носят самый разнообразный характер и зависят в сильной степени как от режима температуры, так и от особенностей метаболизма изучаемых растений.

При обсуждении данных по количественному распределению углерода, поглощенного хлореллой при 2-минутном фотосинтезе, обнаруживается сходство с литературными источниками (Moses и др., 1959; Stange и др., 1960; Guerin-Dumartrai, 1961). К сожалению, сравнение ограничивается веществами, растворимыми в спирте и воде, так как в большинстве работ полимерные соединения вообще не анализируются. Между тем, как было показано выше, при 2-минутном фотосинтезе активность соединений, не растворимых в спирте и воде, может достигать значительной величины (до 33% от общей активности материала), и эта группа ве-

ществ требует такого же детального исследования, как и вещества водно-спиртовой фракции.

Большой интерес представляет сопоставление метаболизма углерода у одноклеточных водорослей с высшими растениями. В отличие от высших растений, где при экспозициях фотосинтеза порядка 2—10 минут около 90% от всего поглощенного углерода входит в состав веществ, растворимых в спирте и воде (Mortimer a. Wylam, 1962; Махмадбекова, Насыров, 1963; Незговорова, 1963, и др.), у хлореллы обращает на себя внимание значительное включение C^{14} (до 20—30% от всего поглощенного углерода) в полимерные соединения (при этих же экспозициях фотосинтеза). Большая скорость метаболических превращений у хлореллы во многом связана, очевидно, с простотой организации одноклеточных водорослей. У высших растений, как правило, центральное место в общем метаболизме углерода принадлежит сахарозе, и при фотосинтезе в атмосфере $C^{14}O_2$ основная метка попадает именно в это соединение. В отличие от высших растений, у хлореллы при тех же экспозициях фотосинтеза активность сахарозы невелика, и главная роль в метаболизме углерода отводится фосфорилированным продуктам.

Переходя к обсуждению основного вопроса, поставленного для решения — о последствии высокой температуры на характер метаболизма углерода у хлореллы, необходимо отметить четкую реакцию одноклеточных водорослей на этот фактор. Данные, полученные в наших опытах по последствию высокой температуры, согласуются с проведенными ранее исследованиями Куелета (Quellet, 1951) по действию различной температуры на распределение C^{14} у *Scenedesmus*. В этих опытах было показано, что при увеличении температуры (до $32—37^\circ$) в процессе фотосинтеза уменьшается включение метки в фосфорные эфиры сахаров и одновременно увеличивается в нерастворимом остатке и сахарозе. Аналогично данным этого автора, в наших опытах с хлореллой в теплых вариантах увеличивалась активность в аспарагиновой кислоте и соответственно уменьшалась в яблочной. Поскольку и аспарагиновая и яблочная кислоты по современным представлениям (Calvin a. Bassham, 1962) считаются первичными кислотами, образующимися в процессе фотосинтеза из общего предшественника (при восстановлении продуктов карбоксилирования фосфоэнолпировиноградной кислоты через щавелево-уксусную), то можно сказать, что под влиянием высокой температуры создаются условия, благоприятные для включения метки в аспарагиновую кислоту.

Наблюдаемое в опытах с хлореллой усиленное включение углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза, в сахарозу, глутаминовую кислоту и полисахариды, находится в соответствии с упомянутыми выше представлениями О. В. Заленского (1954, 1961) относительно восстановления в процессе фотосинтеза количества органических веществ, израсходованных в результате предшествовавшего темнового дыхания до уровня, свойственного тому или иному организму. Однако в отличие от данных, полученных с диким виноградом, где отмечалось ступенчатое восстановление дыхательных субстратов, в наших опытах при данной экспозиции фотосинтеза (2 мин.) оказалось, что наряду с сахарозой одновременно регенерируют и полисахариды, и глутаминовая кислота. Указанная особенность в характере восстановления дыхательных субстратов у хлореллы связана с большой скоростью метаболических процессов у одноклеточных водорослей.

При обсуждении вопроса о характере восстановления дыхательных субстратов в процессе фотосинтеза большой интерес представляло выяснить, какая часть от потраченных соединений восстанавливается в процессе 2-минутного фотосинтеза. Как показали предварительно проведенные расчеты, эта величина колеблется от опыта к опыту и зависит как от интенсивности фотосинтеза хлореллы, так и от потери отдельных веществ в процессе предшествовавшего фотосинтезу темнового дыхания. Более полные данные о характере восстановления субстратов дыхания можно

было бы получить, используя кинетически опыты с разными экспозициями фотосинтеза.

Располагая данными по динамике включения углерода при различных температурных вариантах, мы имели возможность проследить, как долго сохраняются изменения в метаболизме углерода, вызванные последствием высокой температуры. Полученный экспериментальный материал дает основание утверждать, что как на свету, так и в темноте отмеченные различия (большее включение метки в полисахариды, увеличение удельной активности в сахарозе и глутаминовой кислоте) наблюдаются на протяжении одного и того же интервала времени: наиболее

четко они проявляются в течение первых двух часов после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$.

Поскольку последствие температуры изучалось как в темноте, так и на свету, а свет, как известно, оказывает самостоятельное влияние на метаболизм углерода, необходимо было расчленить влияние этих факторов. Как было показано в специально проведенном исследовании (Глаголева, Мамушина, Заленский, 1965), основные различия в метаболизме углерода у хлореллы в темноте по сравнению с опытами на свету заключались в резком снижении метки в полисахаридах и белках. Вычитая из величин активности отдельных фракций, полученных в условиях опытов на свету, соответствующие

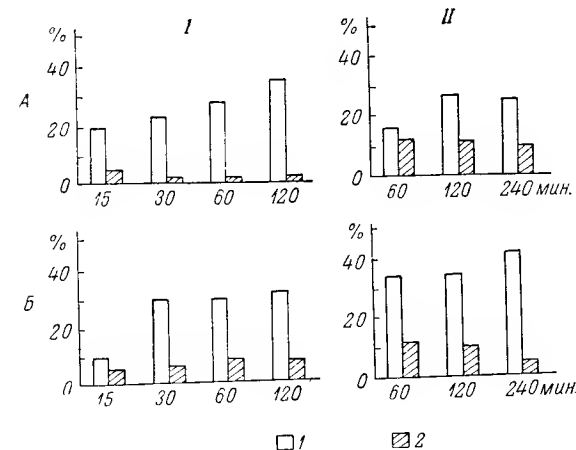


Рис. 4. Включение C^{14} в высокомолекулярные соединения у хлореллы (в процентах от общей активности) в результате последствия высокой температуры после исключения фактора света.

I — опыт №1; II — опыт №2. А — контрольный вариант; Б — теплый вариант. На оси абсцисс — время в минутах после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$; на оси ординат — активность фракций в процентах от общей активности материала. 1 — фракция полисахаридов (крахмал+гемиделлюлоза); 2 — фракция сложных белков.

щие величины для темноты, мы получали данные, иллюстрирующие энергетическую роль света в синтезе отдельных соединений (рис. 4). Произведя аналогичное вычитание в теплом варианте, представлялось возможным выяснить, оказывает ли последствие температуры такое же, как свет, влияние на синтез полимерных соединений (в этом случае температурный фактор влияет на фотосинтетический метаболизм). Как видно из данных рис. 3, в теплом варианте на свету ускоряется приток активности в высокомолекулярные соединения. При этом в отдельных опытах метка увеличивается либо в полисахаридах, либо в белках, что связано, очевидно, с разной направленностью обмена веществ у отдельных популяций хлореллы.

Таким образом, из представленного материала видно, что ускорение синтетических процессов может происходить за счет совершенно различных факторов — света и последствия температуры. Эти факторы оказываются неспецифичными в отношении источника энергии для осуществления синтетических процессов: в первом случае можно предполагать, что используется АТФ, образующаяся при фотосинтезе, во втором — АТФ, генерирующая в процессе окислительного фосфорилирования при дыхании. Аналогичного рода данные содержатся в работе Оакса (Oaks, 1962), где было показано, что как свет, так и добавление в среду глюкозы усиливает поступление метки у хлореллы из пирувата- C^{14} (данного извне) в белки и жиры.

Выводы

Выяснение вопроса о том, как сказываются изменения в дыхательном обмене хлореллы, вызванные последствием высокой температуры на метаболизме C^{14} , поглощенного при последующем 2-минутном фотосинтезе, показало следующее.

1. В процессе 2-минутного фотосинтеза 80% от общего количества ассимилированного углерода оказывается заключенным в веществах, растворимых в спирте и воде.

2. Под влиянием последствия высокой температуры отмечено усиленное включение углерода в вещества, которые были израсходованы или видоизменены в результате темнового дыхания (сахароза, полисахариды, глутаминовая кислота).

3. Отмеченные различия в метаболизме C^{14} в результате последствия высокой температуры наблюдаются на протяжении 1—2 часов после окончания фотосинтеза в атмосфере $C^{14}O_2$.

4. Последствие высокой температуры, так же как фактор света, вызывает большее включение углерода C^{14} в высокомолекулярные соединения, т. е. влияет на фотосинтетический метаболизм хлореллы.

ЛИТЕРАТУРА

- Альтергот В. Ф. (1960). Направленность обмена веществ при перегреве растений и вопросы их теплоустойчивости. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Беликов П. С., М. П. Дмитриева. (1962). Изменения углеводного и аминокислотного состава колеоптилей ячменя в условиях высокой температуры. Изв. ТСХА, 6 (49). — Глаголева Т. А., Н. С. Мамушина и О. В. Заленский. (1965). Метаболизм углерода на свету и в темноте у *Chlorella pyrenoidosa*. Бот. журн., 2. — Далецкая И. А., М. В. Чулановская. (1964). Влияние температуры на рост и фотосинтез хлореллы. Бот. журн., 8. — Дюлов Х. В., Л. А. Филиппова, Т. П. Штанько, В. Л. Вознесенский, О. А. Семихатова и О. В. Заленский. (1962). Темновой метаболизм органических веществ ячменя в условиях различной температуры. Тр. Бот. Инст. АН СССР, сер. IV. Эксперимент. бот., 15. — Завадская И. Г. (1963). Изменения в содержании углеводов при тепловых закалках растений. Роль клеточных реакций в приспособлении многоклеточных организмов к температуре среды. Тезисы докладов. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. Вопросы ботаники. — Заленский О. В. (1961). Исследование связи между дыханием и фотосинтезом листьев растений. ИАН СССР, сер. биол., 2. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Махадбеков Л. М., Ю. С. Насыров. (1963). Метаболизм поглощенного при фотосинтезе углерода у растений в зависимости от условий водоснабжения. В сб.: О взаимосвязи фотосинтеза растений с водным режимом и минеральным питанием, 3. — Молотковский Ю. Г. (1961). Особенности обмена веществ растений в связи с их жаростойкостью. ИАН СССР, сер. биол., 2. — Незговорова Л. А. (1963). Связь процесса ассимиляции углерода растениями с азотным метаболизмом. Автореферат. — Петников Н. С., И. И. Размаев. (1961). Влияние высоких температур на интенсивность дыхания и углеродный обмен в растениях. Физиол. раст., 8, 4. — Петников Н. С., Ю. Г. Молотковский. (1956). К вопросу о физиологической сущности жароустойчивости некоторых культурных растений. Физиол. раст., 3, 6. — Прянишников Д. Н. (1899). Белковые вещества и их превращения в растениях в связи с дыханием и ассимиляцией. Избр. соч., 1. — Andrews P., L. Hough. (1958). The Biosynthesis of polysaccharides. II. Incorporation of $C^{14}O_2$ into plum-leaf polysaccharides during photosynthesis. Journ. Chem. Soc.: 4483—4488. — Calvin M., J. A. Bassham. (1962). The photosynthesis of carbon compounds. — Chibnell A. C. (1939). Protein metabolism in plants. — Halliday P. a. C. S. French. (1958). Algal growth in crossed gradients of light intensity and temperature. Plant Physiol., 33, 4. — Guerin-Dumartre E. (1961). Recherches sur l'integration du $C^{14}O_2$ à la lumière par *Chlorella pyrenoidosa* Chick traitée par le 3 amino-1, 2, 4-triazol. C. R. Acad. Sci., 252, 12. — Morimura Y. (1959). Synchronous culture of *Chlorella*. 1. Kinetic analysis of the life cycle of *Chlorella ellipsoidea* as affected by changes of temperature and light intensity. Plant and Cell Physiol., 1, 1. — Mortimer D. C., C. B. Wylam. (1962). The incorporation of C^{14} into cellulose and other polysaccharides of sugar beet leaf during short term photosynthesis in $C^{14}O_2$. Can. Journ. Bot., 40, 1. — Moses V., O. Holm-Hansen. J. A. Bassham, M. Calvin. (1959). The relationship between the metabolic pools of photosynthetic and respiratory intermediates. Journ. Mol. Biol., 1. — Oaks A. (1962). Influence of

glucose and light on pyruvate metabolism by starved cells of *Chlorella ellipsoidea*. Plant Physiol., 37, 3. — Quellet C. (1951). The path of carbon in photosynthesis. XII. Some temperature effects. Journ. of Exp. Bot., 11, 6. — Sasa P., T. Nichiei. (1954). Effect of temperature and light intensity upon the growth of *Chlorella* in high population density. The botanical magazine (Tokyo), 67: 789—790. — Sorokin C. (1958). The effect of the past history of cells of *Chlorella* on their photosynthetic capacity. Physiol. plantarum, 11, 2. — Sorokin C. a. V. Krauss. (1962). Effects of temperature and illumination on *Chlorella* growth uncoupled from cell division. Plant Physiol., 37, 1. — Stange L., E. L. Bennet, M. Calvin. (1960). Short-time $C^{14}O_2$ incorporation experiments with synchronously growing *Chlorella* cells. Biochem. et Biophys. Acta, 37, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
и Институт физиологии
им. И. П. Павлова
Академии наук СССР,
Ленинград.

AFTER-EFFECT OF DIFFERENT TEMPERATURES ON THE METABOLISM OF C^{14} IN *CHLORELLA PYRENOIDOSA* Chick.

By T. A. Glagoleva, N. S. Mamushina and O. V. Zalensky

SUMMARY

The object of this study was to find out how the changes in the respiratory metabolism, caused by the after-effect of temperature, affect the metabolism of C^{14} , assimilated in the course of subsequent photosynthesis. Besides, an attempt was made to determine the duration of time during which these changes persist.

For this purpose in each experiment two samples of algae were kept for five hours at different temperatures, viz. $+20^\circ$ and $+35^\circ$. After that both samples were allowed to photosynthesize for two minutes in the atmosphere of $C^{14}O_2$.

Some of such pairs of samples were fixed immediately after this photosynthesis, while the others were fixed at different time intervals.

The five hours' exposure of *Chlorella* to $+35^\circ$ induced the changes in the character of dark metabolism; intense expenditure of respiratory substrates, such as sucrose and starch, took place.

The observed after-effect of high temperature was the intense incorporation of C^{14} , assimilated in the course of subsequent photosynthesis, into the substances that were spent or changed in the course of dark respiration (sucrose, starch and glutamic acid). The observed differences in the metabolism of carbon, both in the dark and in the light, persisted for 1—2 hours after the end of photosynthesis in the atmosphere of $C^{14}O_2$.

On the basis of the data on the incorporation of carbon in the light and in the dark at different temperatures it became possible to establish that the photosynthetic metabolism was affected by the after-effect of high temperature as well as by the conditions of illumination.

УДК 561.635.1 «551.782.1» (571.63)

М. А. Баранова

ULMACEAE ВЕРХНЕМИОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ ПРИМОРЬЯ, НОВЫЕ ДАННЫЕ

С 3 таблицами рисунков

(Получено 7 VI 1964)

До настоящего времени третичные отложения Дальнего Востока, в особенности неогеновые, были изучены очень мало. Поэтому новые материалы по ископаемой флоре, ставшие известными в последнее время благодаря геологическим работам в районе развития третичных отложений, очень важны как для понимания развития флоры в неогене, так и для стратиграфии этих отложений.

Материалом для данной статьи послужили сборы растительных остатков Е. П. Денисова из нижних горизонтов усть-суйфунской свиты бассейна р. Суйфуна в Приморье в 1956—1959 гг. Впервые ископаемая флора из этих отложений была изучена А. Н. Криштофовичем (1946), установившим приблизительный возраст отложений усть-суйфунской свиты как средне- или верхнемиоценовый, не исключая также возможности допущения нижнего плиоцена. Позднее, во время геологических исследований континентальных отложений Приморья, Денисовым было установлено более широкое развитие туфоженных слоев с флорой и собран обильный материал как из известных уже местонахождений, так и из новых точек. Отпечатки растений были переданы Т. Н. Байковской, уточнившей на основании предварительного определения растительных остатков возраст усть-суйфунской свиты как верхнемиоценовый (Денисов, 1961).

Настоящая статья посвящена исследованию представителей сем. *Ulmaceae* из двух местонахождений, расположенных на левом берегу р. Пачихезы: обн. 122 — 5 км северо-восточнее с. Дубки, 6 км юго-западнее разъезда Кипарисово и обн. 123 — 4 км северо-восточнее с. Дубки, 7 км юго-западнее разъезда Кипарисово.

Среди 35 изученных отпечатков удалось определить следующие 7 видов: *Ulmus appendiculata* Heer, *U. carpinoides* Goepp., *U. protojaponica* Tanai et Onoe, *U. protolaciniata* Tanai et Onoe, *U. speciosa* Newberry, *Planera ezoana* Oishi et Huzioka, *Zelkova tibae* Oishi et Huzioka. Все виды происходят из обн. 122, за исключением *U. protolaciniata*, который, кроме того, обнаружен в обн. 123.

Распределение видов *Ulmaceae* по местонахождениям и количество отпечатков следующее:

Виды	Местонахождение	Число отпечатков
<i>Ulmus appendiculata</i>	122	12
<i>U. carpinoides</i>	122	8
<i>U. protojaponica</i>	122	3
<i>U. protolaciniata</i>	122, 123	3
<i>U. speciosa</i>	122	2
<i>Planera ezoana</i>	122	4
<i>Zelkova tibae</i>	122	3

Как видно, наиболее часто встречается *U. appendiculata*, затем *U. carpinoides*. Большой интерес представляет род *Planera*, впервые обнаруженный на территории СССР, единственный современный вид которого *P. aquatica* (Walt.) Gmel. распространен в Сев. Америке. Не меньший интерес вызывает *Zelkova tibae*, существенно отличающаяся от *Zelkova ungeri* Kovats. широкими листьями, особенностями жилкования, а главное — наличием дополнительных зубчиков, расположенных на крупных зубцах. Из современных видов этот признак встречается лишь у *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., отдельные экземпляры которой сходны с *Zelkova tibae*. Другим близким к *Zelkova tibae* современным видом, как правильно указывают Ойши и Худзюка (Oishi a. Huzioka, 1954), является *Zelkova abelicea* Boiss.

Для всех ископаемых *Ulmus* также удалось найти близкие современные виды, за исключением *U. appendiculata*, которому из ныне живущих полностью не соответствует ни один, хотя отдельные экземпляры листьев *U. americana* и проявляют с ним большое сходство. Аналогами наших видов являются соответственно для *U. carpinoides* — *U. laevis* Pall., для *U. protojaponica* — *U. japonica* Sarg. и отчасти *U. davidiana* var. *japonica* Nakai, для *U. protolaciniata* — *U. laciniata* Mayr и для *U. speciosa* — *U. americana* L., *U. fulva* Michaux и *U. racemosa* Thomas. Нельзя не отметить того, что только в одном обнажении — 122 — обнаружено 5 различных видов *Ulmus*, насчитывающих 27 отпечатков листьев, а также 1 вид *Planera* и 1 *Zelkova*, из чего становится ясным, насколько значительно представлено сем. *Ulmaceae* в верхнемiocеновых отложениях Приморья. Широкое распространение различных видов сем. *Ulmaceae* и особенно *Ulmus* вообще характерно для средне- и верхнемiocеновых отложений Дальнего Востока и Японии, где они установлены в большом разнообразии форм и по многочисленным отпечаткам.

Ulmus appendiculata Heer

Табл. I, 1, 3, 6, 7

1878. *Ulmus appendiculata* Heer, Miocene Fl. d. Insel. Sachalin, p. 40, t. IX, fig. 7—9.
1878. *Ulmus plurinervia*, Heer, Beitr. Z. Miocen. fl. Sachal. p. 8, t. III, fig. 4a.
1878. *Castanea ungeri*, Heer, ibid. p. 7, t. II, fig. 3.
1954. *Ulmus appendiculata*, Oishi and Huzioka, Studies on cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto (South Saghalien), p. 127, t. XIV, fig. 6; t. XVI, fig. 1.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее села Дубки — обн. 122. Образцы 1—3, 5, 6, 7 (2 отпечатка), 11, 52, 58 (2 отп.), 59.

Из этой точки имеется 12 отпечатков хорошей сохранности (табл. 1), но они неполные. Черешок сохранился лишь у двух экземпляров (обр. 7; табл. I, 1). Листья крупные, овальные, широкоэллиптические, с заостренной верхушкой, сохранившейся только на одном отпечатке (обр. 11). Основание не сохранилось.

Край двоякозубчатый: зубцы 1-го порядка очень крупные, конической формы, с широким основанием. Наружная сторона зубцов часто длиннее внутренней и образует почти прямой угол с последней, почему наблюдается ступенчатость зубцов. Зубчики 2-го порядка мелкие и не всегда выражены. Вторичные жилки очередные или супротивные, прямые, несколько дугообразно изогнутые при вхождении в зубцы, расположены не всегда равномерно, в числе, вероятно, 14—16, отходят от средней жилки под углом 55—65° в нижней части и под углом 40—50° в верхней части листа, вильчато разветвляются довольно редко. Третичные жилки, отчетливо выраженные, прямые или слегка изогнутые, отходят почти под прямым углом от вторичных. Местами видна сеть жилок следующих порядков.

Рассмотренные отпечатки вполне соответствуют представителям *U. appendiculata*, установленным Геером из миоценовых отложений Сахалина (Heer, 1878a). *U. appendiculata* описан также Ойши и Худзюка из мио-

ценовых отложений Хоккайдо и Южного Сахалина (Oishi a. Huzioka, 1954, p. 127, t. XIV, fig. 6; t. XVI, fig. 1), по отнесение ими одного из отпечатков к *U. appendiculata* (Oishi a. Huzioka, 1954, t. XV, fig. 5) является сомнительным из-за его вытянутой формы, резко отличающейся от типичных представителей *U. appendiculata*.

ТАБЛИЦА 1
Промеры листьев *U. appendiculata*

Отпечатки	Длина (в см)	Ширина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол отклонения вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
1	Около 9	Около 6	Вероятно, 17	60—65	50—55
2	» 9.7	» 7	» 15	55 и больше	—
3	» 8	» 6	» 15	50—55	40—45
5	» 7	» 5.6	» 12—14	65—75	40
6	» 8.4	» 6.2	» 14—15	65	45—50
7a	» 7.2	» 4.3	» 10	50—65	45
7b	» 6.4	» 5.4	» 16	60—70	—
11	» 8.5	» 6.6	» 13	55 и больше	40—45
52	» 8.4	» 5.5	» 17	50—55	40—45
58a	» 10.5	» 9.5	» 9	65	—
58b	—	—	—	—	—
59	—	—	—	—	—

к *U. appendiculata* Ойши и Худзюка относят также отпечатки, описанные Геером из миоценовых отложений Сахалина как *U. plurinervia*, *U. braunii*, *Planera ungeri* и *Castanea ungeri*. Однако из них вполне достоверно к этому виду можно отнести экземпляры, определенные как *Castanea ungeri* и *U. plurinervia*, изображенный у Геера на табл. III, фиг. 4a (Heer, 1878b). Что же касается других образцов *U. plurinervia* (Heer, 1878b, III, fig. 4b, 5; t. II, fig. 4, 5), то их, по-видимому, к *U. appendiculata* относить не следует из-за небольшой величины листьев и особенностей края (мелкие зубчики). Так же недостаточно обосновано отнесение к *U. appendiculata* *Planera ungeri* (Heer, 1878a, p. 40, t. IX, fig. 10; t. X, fig. 1, 2; Heer, 1878b, p. 9, t. IV, fig. 4a) и *Ulmus braunii* (Heer, 1878a, p. 39, t. IX, fig. 6) ввиду большой фрагментарности данных отпечатков. *U. braunii* характеризуется к тому же очень мелким размером листьев и несвойственными *U. appendiculata* особенностями зубчиков.

Далеко не достоверны формы, описанные Л. В. Введенским из миоценовых отложений Северо-Западной Сибири (Введенский, 1933: 63, рис. 6), а также образцы, приводимые В. А. Хахловым из третичных отложений окрестностей г. Томска (Хахлов, 1931: 52, фиг. 34), которые эти авторы, а позднее Ойши и Худзюка рассматривают как *U. appendiculata*. Сохранность этих отпечатков недостаточна для установления их видовой принадлежности, но все же их, по-видимому, можно отнести к р. *Ulmus*, а по частому расположению жилок они, вероятнее всего, относятся к *U. carpinoides* или к *U. longifolia* Ung.

Не менее сомнительны некоторые отпечатки, отнесенные Танаи к *U. appendiculata* из среднего миоцена Японии (Tanai, 1961, p. 316, t. XVII, fig. 3, 6, 11). Два из них небольшой величины (Tanai, 1961, p. 316, t. XVII, fig. 6, 11) и жилки у них расположены более часто, чем это характерно для *U. appendiculata*. Кроме того, у последнего зубцы значительно крупнее, заметнее отделяются друг от друга и более рельефно выступают по краю листа. Одни из относимых Танаи к *U. appendiculata* отпечатков (t. XVII, fig. 6) по всем вышеуказанным признакам скорее относятся к *U. carpinoides*.

Среди современных видов нет ни одного, который вполне соответствовал бы *U. appendiculata*. Ойши и Худзюка наиболее близкими к *U. ar-*

pendiculata считают *U. davidiana* Planch. и *U. macrophylla* Nakai, с чем, однако, трудно согласиться. *U. davidiana* Planch. по удлиненной, эллиптической форме листа значительно ближе к *U. protojaponica* Tanai et Onoe, чем к *U. appendiculata*. К последнему более других современных видов приближаются отдельные экземпляры *U. americana* L., распространенного в атлантической части Сев. Америки. Сходство этих видов отмечали также ранее Ойши и Худзиока. Оно наблюдается в форме листа, характере зубцов и довольно редком расположении вторичных жилок.

До настоящего времени *U. appendiculata* был известен только в средне- и нижнемиоценовых отложениях о. Сахалина (верхнедуйская свита на северном Сахалине и свита Эсутору на южном) и о. Хоккайдо (провинции Тешио и Ишикари).

Ulmus carpinoides Goerrp.

Табл. I, 2; табл. II, 1—3, 7, 8

1855. *Ulmus carpinoides* Goepfert, Tertiäre Fl. v. Schosnitz, p. 28, t. XIII, fig. 4—6.
1930. *Carpiniphyllum pyramidale* var. *japonicum* Nath., Криштофович, К третичной фл. пров. Шинано на о. Хонсю, стр. 21, табл. III, фиг. 19.
1946. *Ulmus carpinoides*, Криштофович, Миоценовые растения суйфунской свиты Уссурийского края, стр. 25, табл. I, фиг. 8; табл. II, фиг. 1—3; рис. 2.
1954. Oishi et Huzioka, Studies on the Cenozoic Plants of Hokkaido and Karahuto, p. 128, t. XIV, fig. 5.
1956. Криштофович и др., Оligоценовая флора горы Ашутас в Казахстане, стр. 107, табл. XXXVII, 3а; XXXVIII, 1—3, 6—11; XXXIX, 1, 3, 5, 6, 8—11, 13; рис. 48.
1961. *Ulmus appendiculata*, Tanai, Neogene floral change in Japan., 316, t. XVII, fig. 6.
1961. *Ulmus aizuaana* Suzuki, The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the Southern Part of the Tohoku district, Japan, p. 60, t. XIV, fig. 4, 5.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122. Образцы 15, 28, 37, 38, 40 — с противотпечатками 40а, 53, 54.

Из этой точки имеются 8 отпечатков листьев хорошей сохранности (табл. 2). Один из них цельный, у остальных отсутствуют либо верхние, либо нижние части, и у одного — край листа. У двух отпечатков сохранились черешки (табл. I, 2; табл. II, 1).

Листья эллиптические, округлояйцевидные, с несколько оттянутой, заостренной верхушкой и закругленным, часто несимметричным основанием. Край двоякозубчатый: зубцы 1-го порядка широкие и короткие, слегка приостренные, с более выпуклой наружной стороной. Часто двоякая зубчатость выражена слабо. Вторичные жилки очередные или супротивные, слегка дугообразно изогнутые, в числе 11—15; в нижней части листа они отходят от средней жилки под углом 55—70°, в верхней — под углом 40—50°. Вильчато разветвляются обычно 1—2 жилки, причем как сами жилки, так и их ответвления входят в зубцы 1-го порядка. Третичные жилки, несколько изогнутые, отходят почти под прямым углом от вторичных, часто соединяют их и делят пространство между ними на вытянутые прямоугольники. Местами хорошо заметна тонкая сеть жилок следующих порядков.

Рассмотренные отпечатки вполне типичны для *U. carpinoides* Goerrp., впервые описанного Геппертом из миоценовых отложений Соснице в Силезии (Goepfert, 1855).

Судзуки (Suzuki, 1961, p. 60, t. XIV, fig. 4, 5) выделяет новый вид *U. aizuaana*, который, как он считает, очень близок к *U. carpinoides*, но отличается более продолговато-овальными листьями и более резко выраженным несимметричным сердцевидным основанием. Однако Гепперт (Goepfert, 1855, p. 28, t. XIII, fig. 6) и Рейман (Reimann in Kräusel, 1919, p. 83—89, t. VIII, fig. 20, 21, t. IX, fig. 11) приводят из Соснице аналогичные экземпляры *U. carpinoides* с эллиптическими листьями и несимметричным сердцевидным основанием. Особенно заметно это на рисунке 8 (Reimann in Kräusel, 1919, p. 84). Из верхнеолигоценовой флоры г. Ашутас

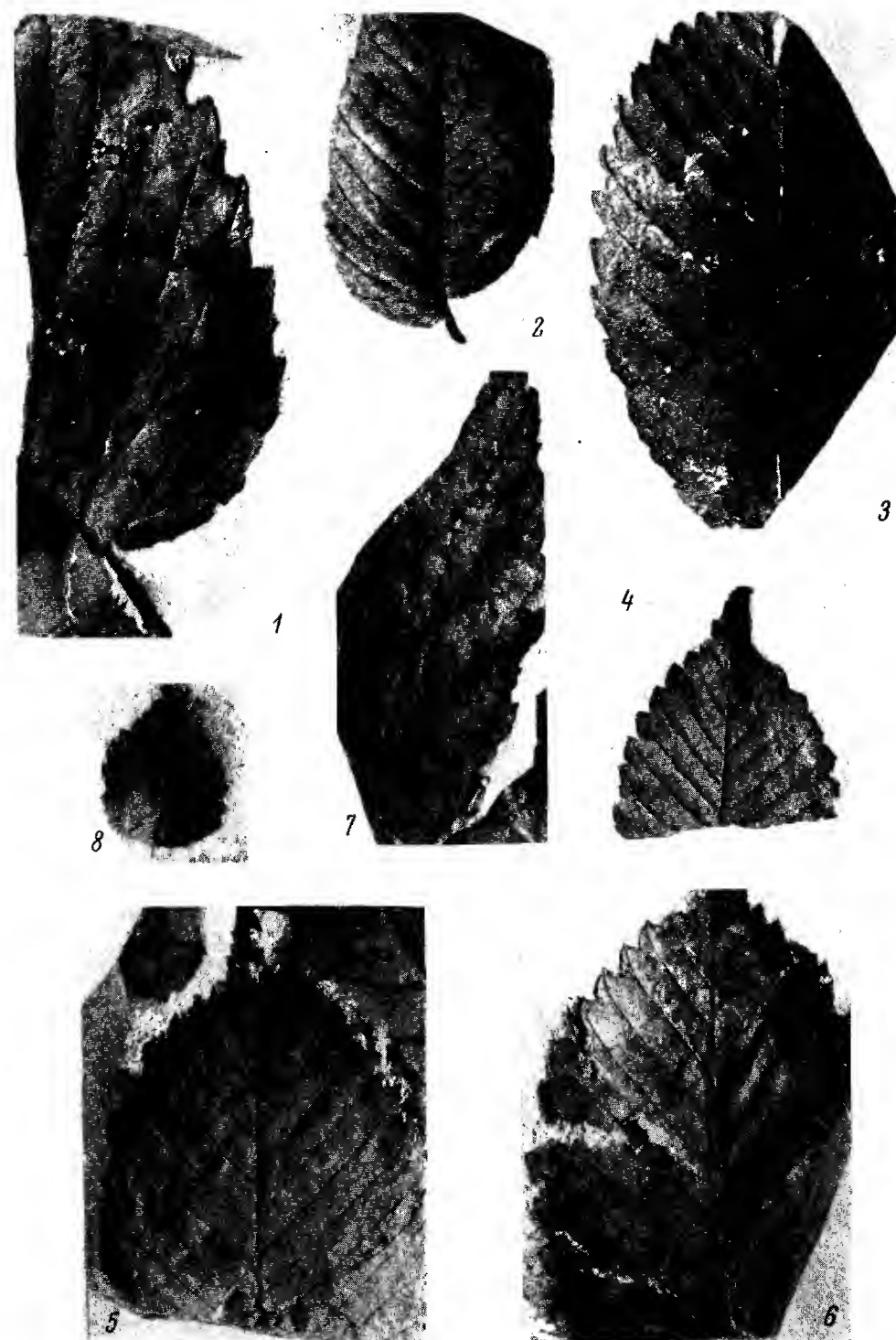


Таблица 1

1 — *Ulmus appendiculata* Heer, отп. 58; 2 — *Ulmus carpinoides* Goerrp., отп. 28; 3 — *Ulmus appendiculata* Heer, отп. 6; 4 — *Ulmus speciosa* Newb., отп. 55; 5 — *Ulmus speciosa* Newb., отп. 4; 6 — *Ulmus appendiculata* Heer, отп. 52; 7 — *Ulmus appendiculata* Heer, отп. 59; 8 — *Zelkova tibae* Oishi et Huzioka, отп. 60.



Таблица II

1 — *Ulmus carpinoides* Goerr., отп. 37; 2 — *Ulmus carpinoides* Goerr., отп. 38; 3 — *Ulmus carpinoides* Goerr., отп. 53; 4 — *Zelkova tibae* Oishi et Huzioka, отп. 42; 5 — *Zelkova tibae* Oishi et Huzioka, отп. 19; 6 — край того же листа, увел. 2; 7 — *Ulmus carpinoides* Goerr., отп. 40^a; 8 — *Ulmus carpinoides* Goerr., отп. 54.

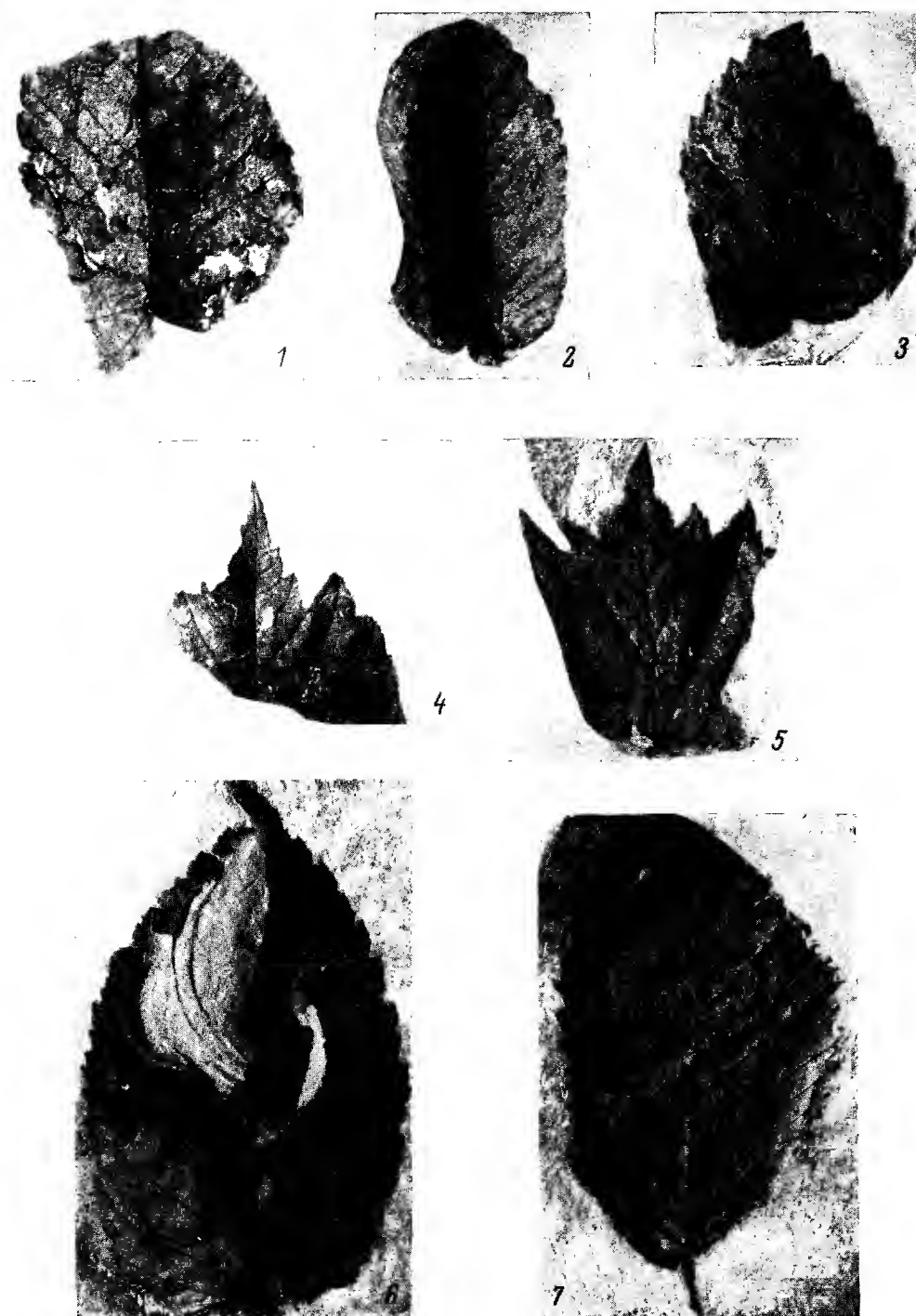


Таблица III

1 — *Planera ezoana* Oishi et Huzioka, отп. 31^a; 2 — *Ulmus protojaponica* Tanai et Onoe, отп. 36; 3 — *Planera ezoana* Oishi et Huzioka, отп. 30; 4 — *Ulmus protolaciniata* Tanai et Onoe, отп. 33 верхней части листа; 5 — *Ulmus protolaciniata* Tanai et Onoe, отп. 32 верхней части листа; 6 — *Planera ezoana* Oishi et Huzioka, отп. 29; 7 — *Ulmus protojaponica* Tanai et Onoe, отп. 13.

ТАБЛИЦА 2
Промеры листьев *Ulmus carpinoides*

Отпечатки	Длина (в см)	Ширина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол ответвления вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
15	Около 5	Около 3.1	Вероятно, 9—11	60—70	45—55
28	» 6.3	» 3.5	» 12—13	55—65	45—55
37	» 4.7	» 3.5	11	50—55	30
38	» 4.5	» 3.2	Вероятно, 11	55—65	40
40	» 7.5	» 4.5	13—15	60—70	40
40a	» 7.5	» 4.5	Вероятно, 13—15	60—70	40
53	» 6.5	» 4	» 12—13	55—65	45—50
54	» 6.8	» 4.6	» 14	50	40—45

в Казахстане В. И. Грубов (Криштофович и др., 1956) также приводит достаточное число отпечатков эллиптических листьев *U. carpinoides* с сердцевидным основанием (Криштофович и др., 1956, стр. 108, табл. XXXVIII, 1, 3, 6, 7, 10, 11). Эти признаки на приводимых Судзуки отпечатках *U. aizuaana* выражены недостаточно четко, и даже, наконец, если бы они и имели место, то, учитывая чрезвычайную полиморфность листьев *Ulmus* вообще и *U. carpinoides* в особенности, эти отличия, по-видимому, все же нельзя считать достаточно существенными для выделения нового вида.

Относительно связи рассматриваемых отпечатков с современными видами рода *Ulmus* можно сказать, что по форме листьев, характеру жилкования и своему краю они близки к *U. laevis* Pall., с которым сближает их и Грубов. Этот вид широко распространен в Европе, у него, однако, более четко выражена двоякая зубчатость (иногда имеется даже по 2 дополнительных зубчика), и кончик зубцов 1-го порядка более оттянут и заострен, а наружная сторона их более серповидно изогнута, чем у суйфунских отпечатков. *U. carpinoides*, обычный миоценовый вид Европы, широко распространен в олигоценых и миоценовых отложениях Дальнего Востока и Японии.

Ulmus protojaponica Tanai et Onoe

Табл. III, 2, 7

1961. *Ulmus protojaponica* Tanai et Onoe, A Mio-Pliocene Flora from the Ningyo-toge area, p. 38, t. X, fig. 2, 5.
1961. Tanai, Neogene floral change in Japan, p. 319, t. XVIII, fig. 10.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122. Образцы 13, 35, 36.

ТАБЛИЦА 3
Промеры листьев *U. protojaponica*

Отпечатки	Длина (в см)	Ширина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол ответвления вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
13	Около 7	4.3	Больше 14	50—55	35—42
35	» 4.5	Около 2.2	Вероятно, 14	52—55	—
36	» 5	3	15	50—60	45

Из этого пункта имеются 3 листа хорошей сохранности (табл. 3). Один из них почти цельный, но без верхушки, 2 других представляют собой нижние части листьев с черешками. Листья эллиптические с несколько клиновидным, суженным и вместе с тем закругленным, нерезко несимметричным основанием. Край двоякозубчатый: по наружной стороне крупных, в значительной мере приостренных зубцов располагаются мелкие зубчики.

Вторичные жилки супротивные, реже очередные, несколько изогнутые, расположены близко друг к другу в числе, по-видимому, 14 и более. В нижней части листа они отходят от средней жилки под углом $50-60^\circ$, в верхней части — $35-45^\circ$. На одном отпечатке наблюдается 1—2 вильчато разветвляющихся жилки. Третичные жилки, часто изогнутые, отходят под почти прямым или несколько меньшим углом от вторичных, иногда они соединяют последние и делят пространство между ними на вытянутые прямоугольники.

Рассмотренные отпечатки вполне соответствуют представителям *U. protojaponica*, впервые установленного Танаи и Оное из верхнемиоценовых отложений свиты Митоку в Японии. Вся толща континентальных отложений, куда входит свита Митоку, является переходной от верхнего миоцена к нижнему плиоцену. Авторы сближают установленный ими вид с *U. miopumila* Hu et Chaney из миоценовых отложений провинции Шантунь в Китае (Hu et Chaney, 1940, t. XIV, fig. 2, 3), который, по их мнению, отличается, однако, меньшим числом вторичных жилок. Именно этот признак — большее число вторичных жилок и меньшая их удаленность друг от друга — и отличает суйфунские отпечатки от *U. miopumila*. Среди современных видов наиболее близким к *U. protojaponica*, как правильно отмечают Танаи и Оное, является *U. japonica* Sarg., распространенный в Монголии, Японии, на Корейском полуострове, в Китае, Вост. Сибири (Восточная часть Забайкалья) и на Дальнем Востоке (Амурская обл., Приморский край, Сахалин, Курильские острова). Этот вид очень близок и к суйфунским отпечаткам по форме листьев, жилкованию и характеру края. Наряду с *U. japonica*, Танаи и Оное сближают *U. protojaponica*, правда, в меньшей степени, с другим современным видом — *U. davidiana* Planch. var. *japonica* Nakai. Суйфунские отпечатки несколько менее увязываются с этим видом: у них лист более узкий и с большим количеством вторичных жилок. Правда, Танаи и Оное указывают на большую изменчивость листьев *U. davidiana* Planch. var. *japonica* Nakai, а в нашем распоряжении имелось очень мало гербарного материала для сравнения. Поэтому судить в полной мере о близости суйфунских отпечатков с *U. davidiana* Planch. var. *japonica* Nakai довольно трудно. Кроме усть-суйфунской свиты, данный вид встречается только в верхнемиоценовых отложениях (свита Митоку и др.) Японии: на о. Хоккайдо, в северо-восточной, центральной и западной частях о. Хонсю.

Ulmus protolaciniata Tanai et Onoe

Табл. III, 4, 5

1961. *Ulmus protolaciniata* Tanai et Onoe, A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area, p. 37, t. X, fig. 3, 8.

1961. Tanai, Neogene floral change in Japan, p. 319, t. XVII, fig. 12, 13.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122; левый берег р. Пачихезы, 4 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 123. Образцы 32, 43 — обн. 122, обр. 33 — обн. 123. Из этих точек имеются 3 отпечатка верхних частей листьев. Ширина их достигает примерно 3,5—4 см. По-видимому, листья обратнойцевидные (и, следовательно, приведенная ширина является наибольшей) с остро оттянутой, резко выдающейся верхушкой. С каждой стороны верхушки расположены 1—2 крупных зубца, имеющие вид маленьких лопастей.

По краю верхушки ступенчато располагаются несколько серповидно изогнутые заостренные зубчики.

Вторичные жилки очередные, иногда супротивные, отходят от главной под углом $30-40^\circ$ в сохранившейся части; они почти прямые на всем своем протяжении, но, входя в зубцы, слегка дугообразно изгибаются вверх. Вторичные жилки, расположенные в самой верхушке, тоньше остальных, входят в мелкие зубчики, а их последняя пара — в бухты между верхушкой листа и крупными зубцами, составляющими боковые лопасти. Третичные жилки почти прямые или слабо изогнутые, отходят почти под прямым углом от вторичных жилок, иногда вильчато разветвляются, иногда же соединяют вторичные жилки и делят пространство между ними на вытянутые прямоугольники. Местами (табл. III, 4) хорошо заметна тонкая сеть жилок следующих порядков.

По форме верхней части листа, характеру жилкования и краю листа рассмотренные отпечатки вполне соответствуют экземплярам *U. protolaciniata*, описанным Танаи и Оное из верхнемиоценовых отложений свит Онбара и Митоку в Японии. У последних, однако, верхушка менее острая, чем у суйфунских отпечатков, а жилки более прямые, и у них наблюдается лишь по одному крупному зубцу с каждой стороны от верхушки.

Описывая *U. protolaciniata*, Танаи и Оное относят к этому виду *Ulmus* sp., определенный Флорином (Florin, 1920, p. 34, t. V, fig. 15) из плиоценовых отложений Моги в Японии. Однако при недостатке материала и, в частности, из-за отсутствия одновершинных отпечатков листьев (без боковых зубцов) это кажется сомнительным.

По мнению авторов, данный вид довольно близок к *U. paralaciniata* Hu et Chaney (1940, t. XVI, fig. 4, 5) из миоценовой флоры провинции Шантунь в Китае, но лист последнего имеет широко закругленное основание и не имеет лопастей. В связи с отсутствием в коллекции суйфунских отпечатков одновершинных листьев довольно трудно связывать их с *U. paralaciniata*. Относительно различия в основании листа ничего сказать нельзя, так как оно не сохранилось у рассматриваемых отпечатков. Кроме того, у наших отпечатков имеются жилки, которые идут в промежутки между верхушкой и боковыми лопастями, тогда как у *U. paralaciniata* все жилки идут в зубцы.

Поэтому из-за отсутствия среди суйфунских отпечатков одновершинных листьев связывать их с *U. paralaciniata* довольно затруднительно, хотя сходство *U. protolaciniata* с *U. paralaciniata* очевидно.

Большим сходством с суйфунскими отпечатками по очертаниям верхушки, зубчатости и жилкованию обладает описанный Грубовым (Криштофович и др., 1956: 109, табл. XXXIV, 2, XXXV, 2; XXXVII, 1, 5; рис. 52, 54) из верхнеолигоценных отложений Казахстана (Ашутас) *U. drepanodonta* Grub., который он также сближает с *U. laciniata* Mayr.

Однако ввиду отсутствия среди суйфунских отпечатков одновершинных листьев, встречающихся в Ашутасе и относимых к *U. drepanodonta* Grub., а также потому, что характер крупных зубцов рассмотренных отпечатков несколько иной, чем у найденных в Ашутасе, отнести их к одному виду пока нельзя. Мешает этому и недостаточная географическая удаленность *U. drepanodonta* и *U. protolaciniata* и недостаток дальневосточного материала, не позволяющий провести более полное сравнение этих видов.

Современным аналогом *U. protolaciniata*, по мнению авторов этого вида, является *U. laciniata* Mayr. По форме верхней части листа, характеру жилкования и края рассмотренные нами отпечатки также близки к современному *U. laciniata* Mayr, распространенному в Японии (сев. Хонсю и Хоккайдо), Северном Китае и на Дальнем Востоке СССР. В то же время у этого современного вида, по сравнению с суйфунскими отпечатками, кончики зубчиков 1-го порядка более оттянутые, а серповидность их выражена резче, и почти все вторичные жилки вильчато разветвляются, приближаясь к краю, и заканчиваются в зубцах 1-го порядка, так же как и их ответвления.

U. protolaciniata до настоящего времени был известен только в верхне-миоценовых отложениях Японии (свиты Митоку, Онбара и др.): о. Хоккайдо, северо-восточная, центральная и западная части о. Хонсю.

Ulmus speciosa Newberry

Табл. I, 4, 5

1898. *Ulmus speciosa* Newberry, The later extinct fl. of North America, p. 80, t. XLV, fig. 2—5, non fig. 8.
1883. *Ulmus pseudo-americana* Lesquereux, Contributions to the fossil flora of the western territories, p. 249, t. LIV, fig. 10.
1959. *Ulmus speciosa*, Chaney and Axelrod, Miocene fl. of the Columbia Plateau, p. 174, t. XXXII, fig. 1—3, 5.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122. Образцы 4, 55.

Из этого местонахождения имеются 2 почти цельных листа (табл. 4), однако у обоих не сохранилось основание. Листья, по-видимому, эллиптические, с остро оттянутой, резко выдающейся верхушкой. Край двоякозубчатый: зубцы 1-го порядка довольно крупные, серповидно изогнутые (особенно хорошо это видно на отпечатке 4), конической формы, приостренные или несколько туповатые. Они несут на своей наружной, более выпуклой стороне по одному более мелкому зубчику. Последний может быть хорошо выражен (табл. I, 5) или только слегка намечаться (табл. I, 4). Вторичные жилки очередные или супротивные, прямые, лишь при вхождении в зубцы слегка изогнутые, расположены равномерно в числе, по-видимому, 14—16 п, возможно, более. К верхушке листа они значительно тоньше, чем на остальной его части, отходят от средней жилки обычно под углом 45° в средней и нижней части листа и под углом 35—40° — вверху. У самого края они дают ответвления, которые входят в синусы между зубцами. Вильчатого ветвления вторичных жилок у края не наблюдается. Третичные жилки несколько изогнутые, отходят почти под прямым углом от вторичных; они часто вильчато ветвятся или соединяются перемычками попарно в промежутках между вторичными.

ТАБЛИЦА 4

Примеры листьев *U. speciosa*

Отпечатки	Длина (в см)	Длина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол ответвления вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
4	Около 8.2	4.8	Вероятно, 14—16	45	35—40
55	» 5.7	3.3	» 15—16	45	35—40

Рассмотренные отпечатки вполне соответствуют представителям *U. speciosa*, установленного из миоценовых отложений Орегона (Бридж Крик). Наибольшее сходство рассмотренные образцы обнаруживают с отпечатками, описанными Ньюберри (Newberry, 1898, t. XLV, fig. 2, 3, 4, 5), но один из отпечатков, приводимых им (Newberry, 1898, t. XLV, fig. 8), едва ли можно отнести к *U. speciosa* ввиду узкой и вытянутой формы его листа и очень мелкой пильчатой зубчатости края; двоякая зубчатость у него выражена слабо. Что же касается связи описываемых отпечатков с современными видами рода *Ulmus*, то, как правильно отмечает Чэни, наиболее близкими к *U. speciosa* (и это в полной мере относится к усть-суйфунским отпечаткам) из современных видов являются американские *U. americana* L., *U. racemosa* Thomas и *U. fulva* Michaux из восточных шта-

тов Северной Америки, причем сходство *U. speciosa* с последними отмечал еще Ньюберри.

Между тем Чэни указывает, что листья *U. speciosa* более овальные, имеют более отчетливо закругленное, менее несимметричное основание и менее узкую и вытянутую верхушку, чем листья *U. americana*. Вместе с тем Чэни при описании отпечатков *U. speciosa* (Chaney, 1959 : 174) указывает на большую изменчивость листьев как *U. speciosa*, так и *U. americana*, а следовательно нельзя придавать большого значения особенностям формы листьев. Жилкование листьев очень сближает эти два вида: у *U. americana* так же хорошо заметны небольшие ответвления от вторичных жилок вблизи края листа, заканчивающиеся в синусах между зубцами, как и на суйфунских отпечатках (табл. I, 5), а иногда и на отпечатках, описанных Ньюберри (Newberry, 1898, t. XLV, fig. 4) и Чэни (Chaney, 1959, t. XXXII, fig. 1, 2). Среди представителей *U. americana* имеется много экземпляров с овальными листьями, характерными для *U. speciosa*, за исключением крупных листьев с грубо зубчатым краем, близких к *U. appendiculata*. Характер зубчатости (крупные, треугольной формы, более или менее заостренные зубцы с одним, либо двумя прижатыми дополнительными зубчиками) так же аналогичен для *U. speciosa* и *U. americana*.

В то же время *U. speciosa* несколько отличается от двух других близких современных видов — *U. fulva* и *U. racemosa*, сходство с которыми Чэни особенно подчеркивает. У *U. fulva* ответвления вторичных жилок очень тонкие и менее резко выражены, а для самих жилок характерно вильчатое ветвление, совершенно отсутствующее у усть-суйфунских отпечатков и почти не встречающееся у представителей *U. speciosa*, описанных Ньюберри из миоценовых отложений Орегона, и довольно редкое у представителей *U. speciosa*, описанных Чэни из миоценовых отложений Колумбийского плато. Край листа *U. speciosa* очень сходен с краем листа *U. fulva*, но у последнего крупные зубцы несут чаще по 2—3 дополнительных зубчика. Все указанные признаки, отличающие *U. speciosa* от *U. fulva*, отличают *U. speciosa* также и от 3-го современного его аналога — *U. racemosa* и в еще большей степени. У *U. racemosa* менее четко выражены ответвления вторичных жилок, а крупные зубцы по краю листа почти всегда несут 2—3 дополнительных зубчика. Кроме того, вторичные жилки *U. racemosa* отходят от средней под большим углом, чем у *U. speciosa*.

Таким образом, нет достаточного основания подчеркивать преобладающее сходство *U. speciosa* с *U. fulva* и *U. racemosa* по сравнению с *U. americana*, тем более, что признаки, отличающие *U. speciosa* от *U. americana*, касаются только формы листа, очень изменчивой у этих видов. Все три современных аналога *U. speciosa* — *U. americana*, *U. fulva*, *U. racemosa* — очень близки между собой, и по-видимому, в равной степени близки к *U. speciosa*.

U. speciosa до настоящего времени был известен из миоценовых отложений Бридж Крик в Орегоне в Северной Америке (свита Маскол).

Planera ezoana Oishi et Huzioka

Табл. III, 1, 3, 6

1954. *Planera ezoana* Oishi et Huzioka, Studies on the cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto (south Saghalien), p. 141, t. XIV, fig. 7—9.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122. Образцы 29—31 (31 с 2 отпечатками).

Из этой точки имеются 4 отпечатка листьев хорошей сохранности (табл. 5): 2 из них почти цельные (у одного отсутствует небольшой участок в верхней части листа, у другого — верхушка листа), один из них с черешком. На остальных отпечатках сохранились лишь нижние части листьев.

Листья эллиптические или нерезко яйцевидные, постепенно суживающиеся кверху (самая широкая часть листа — ниже середины), с коротко

заостренной, более или менее оттянутой верхушкой и широко закругленным или сердцевидным, иногда несимметричным основанием. Край двоякозубчатый, зубцы 1-го порядка ступенчатые, с несколько приостренной или тупой верхушкой, несут на своей выпуклой наружной стороне по 1—2 мелких зубчика 2-го порядка, которые иногда выражены неясно. Вторичные жилки в числе 9—11, очередные, иногда супротивные, почти прямые на всем своем протяжении, лишь при вхождении в зубцы слегка изогнутые, расположены более или менее равномерно, у некоторых листьев они в нижней части пластинки несколько сближены. Нижняя пара жилок отходит от средней почти под прямым углом, остальные вторичные жилки в нижней части листа отходят под углом 50—60°, а в верхней — под углом 40—45°. У самого края вторичные жилки разветвляются, заканчиваясь в зубцах 1-го порядка, а их ответвления входят в зубцы 2-го порядка или (реже) в синусы между зубцами. Некоторые из вторичных жилок вильчато разветвляются почти у самого своего основания. Третичные жилки почти прямые или слабо изогнутые, отходят почти под прямым углом от вторичных, часто вильчато ветвятся и делят пространство между вторичными жилками на вытянутые прямоугольники. Местами заметна мелкая неправильная сеть жилок следующих порядков.

ТАБЛИЦА 5
Промеры листьев *Planera ezoana*

Отпечатки	Длина (в см)	Ширина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол отклонения вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
29	7.8	4.7	11	50—55	40
30	Около 4.8	Около 3.4	Вероятно, 9—11	60—70	45
31a	» 6	» 4.6	» 10	60	45
31b	» 6	» 4.5	» 7	50—60	—

По форме, характеру жилкования и краю листа рассмотренные отпечатки вполне соответствуют представителям *P. ezoana* Oishi et Huzioka, впервые описанной Ойши и Худзиока из палеогеновых отложений южного Сахалина и Хоккайдо (Oishi a. Huzioka, 1954). Однако у данных экземпляров листья суживаются более постепенно к верхушке, которая поэтому не является такой оттянутой, как у некоторых усть-суифунских представителей *Planera ezoana*. Основание листьев у японских представителей этого вида также не столь резко сердцевидное и несимметричное.

Авторы указывают на сходство установленного ими вида с *Ulmus pseudobraunii* Hollick (1936, p. 105, t. LVIII, fig. 1—3) и *Planera aquaticiformis* Hollick (1936, p. 107, t. LVII, fig. 7) из палеогеновых или эоценовых отложений Аляски, отмечая лишь различия в зубчатости листьев этих видов и *Planera ezoana*: зубцы последней значительно крупнее и резче выделяются по краю листа. Однако усть-суифунские отпечатки существенно отличаются от этих видов: листья *Planera aquaticiformis* и в еще большей степени *Ulmus pseudobraunii* удлиненные, вытянутые, лишь в незначительной степени расширяющиеся у основания, тогда как листья рассматриваемых отпечатков *P. ezoana* эллиптические с широко закругленным или сердцевидным основанием. Вторичные жилки у *Planera aquaticiformis* и *Ulmus pseudobraunii* отходят под значительно большим углом от средней и значительно чаще вильчато ветвятся у края, чем жилки усть-суифунских отпечатков. К тому же, у *U. pseudobraunii* вторичных жилок больше, и расположены они ближе друг к другу; наконец, зубчики *Planera aquaticiformis* и *Ulmus pseudobraunii* значительно мельче и слабо выделяются по краю листа, что уже отмечалось Ойши и Худзиока (Oishi a. Huzioka, 1954 : 141). Край листьев у этих видов на значительном

протяжении просто зубчатый, без дополнительных зубчиков, характерных для *Planera ezoana*. Таким образом, для сближения усть-суифунских отпечатков с *Planera aquaticiformis* и *Ulmus pseudobraunii*, по-видимому, нет оснований. Напротив, есть все основания для такого сближения с *Planera hickmanensis* Berry (1924 : 158, t. L, fig. 4, 5) из эоценовых отложений Кентукки в юго-восточной части Сев. Америки (свита Лагранж) — третьим видом, с которым Ойши и Худзиока сближают *P. ezoana*. Усть-суифунские отпечатки также обнаруживают очень большое сходство с *P. hickmanensis*. Правда, отпечатки *P. hickmanensis* имеют несколько более короткие листья с более широко закругленным основанием и с более оттянутыми зубцами по краю, почему ее нельзя объединить с *P. ezoana*. При сравнении рассматриваемых отпечатков с единственным современным видом рода *Planera* — *P. aquatica* Gmelin, распространенным в юго-восточных штатах Сев. Америки, обнаруживается большое сходство в форме листьев, крае и характере жилкования, но ввиду недостатка гербарного материала нам не удалось выяснить возможность наличия у *P. aquatica* резко несимметричного сердцевидного основания, характерного для усть-суифунских отпечатков. Размеры листьев *P. aquatica* несколько меньше, но ввиду указанного недостатка материала остается невыясненным, насколько выдержан этот признак у данного вида.

Кроме усть-суифунской свиты, данный вид встречается только в палеогеновых отложениях южного Сахалина и Хоккайдо (провинции Ишикари и Кюсю).

Zelkova tibae Oishi et Huzioka

Табл. I, 8, табл. II, 4—6

1954. *Zelkova tibae* Oishi et Huzioka, Studies on the Cenozoic Plants of Hokkaido and Karahuto (South Saghalien), p. 137, t. XVI, fig. 3—6.
1955. Tanai, Illustrated catalogue of Tertiary plants in Japanese coal fields, t. XI, fig. 1, 2.
1961. *Zelkova ungeri*, Tanai, Neogene floral change in Japan, p. 322, t. XVIII, fig. 8.

Местонахождение — левый берег р. Пачихезы, 5 км северо-восточнее с. Дубки — обн. 122. Образцы 19, 42, 60.

Сохранились 3 хороших отпечатка (табл. 6) с местами поврежденным краем и без самого кончика верхушки. Листья мелкие, округло-сердцевидные или овальные с расширенной нижней частью, так что наибольшая ширина находится в середине листа или несколько ниже ее. Верхушка представляет собой несколько больший по размеру и вытянутый краевой зубец. Основание тупо закругленное или слегка сердцевидное. Край листа зубчатый; зубцы очень крупные, треугольной формы, несколько серповидные или тупо закругленные, иногда несут по 1 дополнительному зубчику (табл. II, 5, 6), которые не видны у образцов, описанных японскими авторами. Средняя жилка прямая. Вторичные жилки в основном очередные, иногда супротивные, прямые или слегка изогнутые, расположены неравномерно в числе 8—9, иногда вильчато ветвятся. Они отходят от

ТАБЛИЦА 6
Промеры листьев *Zelkova tibae*

Отпечатки	Длина (в см)	Ширина (в см)	Количество вторичных жилок	Угол отклонения вторичных жилок (в °С)	
				в средней и нижней части	в верхней части
19	3.7	Около 2.8	8	40—70	35—40
42	Около 2.8	» 2.2	9	45—70	45—50
60	» 2.4	» 1.9	9	45—65	35—45

главной жилки под углом 40—70° в средней и нижней части листа и под углом 40—45° в верхней части. Третичные жилки несколько изогнутые, отходят от вторичных почти под прямым углом, иногда соединяясь между собой в пространстве между вторичными жилками.

Рассмотренные отпечатки вполне соответствуют представителям *Z. tibae* Oishi et Huzioka, установленным из среднего и нижнего миоцена Хоккайдо. Эти образцы отличаются от наших простой зубчатостью и несколько иной, мало выделяющейся, подобной обычному краевому зубцу верхушкой. *Z. tibae*, установленная в миоценовых угленосных отложениях Японии (Tanai, 1955, t. XI, fig. 1, 2), характеризуется также намечающимися дополнительными зубчиками.

Ойши и Худзиока сближают *Z. tibae* с описанным ими новым видом *Z. takahashii* из Хоккайдо (Oishi a. Huzioka, 1954: 136, t. XV, fig. 8), но отмечают различие между ними — наличие более крупных и закругленных зубцов у *Z. takahashii*. Можно добавить еще, что жилки у *Z. takahashii* расположены значительно более редко, чем у *Z. tibae*.

Современным аналогом *Z. tibae*, как отмечает Танаи (Tanai, 1955), является *Z. serrata* Makino, распространенная в Японии (за исключением Хоккайдо), средней и южной частях Корейского полуострова и в Китае (Юннань, Сычуань, Шантунь и Маньчжурия). Но, как совершенно правильно считают Ойши и Худзиока, *Z. tibae* отличается от *Z. serrata* формой листьев, которая у большинства экземпляров *Z. serrata* вытянутая, эллиптическая, хотя изредка встречаются листья, характерные для *Z. tibae*. Есть отличия между *Z. tibae* и *Z. serrata* и в характере зубчатости (зубцы *Z. tibae* треугольной формы, а зубцы *Z. serrata* более серповидные, с длинной наружной стороной).

Необходимо указать на близость *Z. tibae* с *Z. abelicea* Boiss. (= *Z. cretica* Sprach), произрастающей и на о. Крите, на что также указывают японские авторы.

Характерно, что единственным из современных видов дзельквы, имеющим иногда дополнительные зубчики, является *Z. carpinifolia* (Pall.) Dipp., она наиболее близка к *Z. tibae*, и сходство между данными видами наблюдается не только в зубчатости, но и в форме листьев, и в жилковании. У обоих видов вблизи края листа наблюдаются ответвления от вторичных жилок, которые подходят к синусам между зубцами, но не заканчиваются в них, а продолжают в нижележащие зубцы.

Кроме усть-суйфунской свиты, данный вид встречается только в нижне- и среднемиоценовых отложениях Японии: о. Хоккайдо (провинция Ишикари) и северо-восточная часть о. Хонсю (свиты Ширадо и Гойясу).

Настоящая работа была выполнена под руководством Т. Н. Байковской, которой я выражаю глубокую благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский Л. В. (1933). Материалы к арктотретичной флоре Северо-Западной Сибири. Тр. Аркт. инст., XII. — Денисов Е. П. (1961). О возрасте покровных базальтов Южного Приморья. ДАН СССР, 136, 1. — Криштофович А. Н. (1930). К третичной флоре провинции Шинано на о. Хонсю в Японии. Ежегодн. Русск. палеонтолог. общ., VIII, 39. — Криштофович А. Н. (1946). Миоценовые растения из суйфунской свиты Уссурийского края. Бот. журн., 4. — Криштофович А. Н., И. В. Палибин, К. К. Шапаренко, А. В. Яременко, Т. Н. Байковская, В. И. Грубов, И. А. Ильинская. (1956). Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 1. — Хохлов В. А. (1931). Третичная флора Томского округа. Изв. Зап.-Сиб. геол.-разв. упр., XI, 2. — Berry E. (1924). The middle and upper Eocene floras of southeastern North America. U. S. Geol. Surv., Prof. Pap. 92. — R. W. Chaney a. D. I. Axelrod. (1959). Miocene floras of the Columbia Plateau. Carnegie Inst. Pub., 617. — Florin R. (1920). Zur Kenntniss der jungtertiären Pflanzenwelt Japans. Kungl. Svenska vetenskaps Akad. Handling., LXI, 1. — Goepfert H. (1855). Die tertiäre Flora von Schosnitz in Schlesien. — Heer O. (1878a). Miocene Flora d. Insel Sachalin. Flora fossilis arctica, V. — Heer O. (1878b). Beiträge zur Miocen Flora von Sachalin. Flora fossilis arctica, V. — Hollies A. (1936). The Tertiary floras of Alaska. U. S. Geol. Surv., Prof. Pap. 182. — Hu H. H. a. R. W. Chaney. (1940). A Miocene flora from Shantung Province, China. Paleont. Sinica, New

Series A, 11 (Whole Series, 112). — Kräusel R. (1919). Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. Jahrb. d. Preuss. Geol. Landesanst., 1917, XXXVIII, 2. — Lesquereux L. (1883). Contributions to the fossil flora of the Western territories. III: The Cretaceous and Tertiary floras. U. S. Geol. Surv. Terr., VIII. — Newberry J. S. (1898). The later extinct floras of North America. U. S. Geol. Surv., Monogr., XXXV. — Oishi S. a. K. Huzioka. (1954). Studies on the Cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto (South Saghalien). VIII. Tertiary *Ulmaceae* from Hokkaido and Karahuto (South Saghalien). Jap. Journ. of Geol. a. Geogr., XXIV. — Suzuki K. (1961). The important and characteristic Pliocene and Miocene species of plants from the Southern part of the Tohoku district, Japan. Rep. of Sci., Fac. of Art and Sci. Fukushima Univ., 10 — Tanai T. (1955). Illustrated catalogue of Tertiary plants in Japanese coal fields. Geol. Surv. of Japan, Rep., 163. — Tanai T. (1961). Neogene floral change in Japan. Journ. of Fac. of Sci. Hokkaido Univ., ser. IV, Geol. a. Min., XI, 2. — Tanai T. a. T. Onoe. (1961). A Mio-Pliocene flora from the Ningyo-toge area on the border between Tottori and Okayama prefectures, Japan. Geol. Surv. of Japan, Rep. 187.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

NEW DATA ON THE *ULMACEAE* FROM THE UPPER MIOCENE FLORA OF THE PRIMORSKAJA TERRITORY OF THE R.S.F.S.R.

By M. A. Baranova

SUMMARY

The article comprises a description of the *Ulmaceae* of the Ustj-Suyfunskaya suite from two localities, viz. five species of *Ulmus*, *Planera ezoana* and *Zelkova tibae*, as well as a detailed critical comparison of the material studied with the corresponding data from the literature.

Distribution of the species described, both geographical and among geological deposits, is characterized.

УДК 551.481.2 (471.22)

Г. А. Елина и Т. К. Юрковская

О ПРИБЕЛОМОРСКИХ БОЛОТАХ КАРЕЛИИ

С 10 рисунками

(Получено 2 V 1964)

Прибеломорские верховые болота уже давно привлекали внимание исследователей, и с начала 30-х годов началось их изучение в связи с задачами освоения земель, расположенных вдоль Мурманской железной дороги.

К настоящему времени, казалось бы, уже сложилось представление о южноприбеломорском типе олиготрофных болотных массивов и об области их распространения (Цинзерлинг, 1932; Кац, 1948; Богдановская-Гпенэф, 1949).

Однако работа Н. Я. Каца (1961) «О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР», в которой он вновь возвращается к разделению прибеломорских болот на два типа — поморский и архангельский и выделяет две соответствующие области, показала, что в этих вопросах еще нет полной ясности.

Причины этой неясности, по нашему мнению, заключаются в том, что, во-первых, до последнего времени не были изучены болотные массивы в юго-восточной части Карельского берега Белого моря (от Беломорска до границы с Архангельской областью), во-вторых, не была выяснена амплитуда изменчивости болотных массивов, относящихся к южноприбеломорскому типу и, в-третьих, если болотные массивы южноприбеломорского типа детально сопоставлялись с другими типами деградированных выпуклых верховых болот различных районов Европы (ленинградскими, эстонскими, шведскими, финскими), то сопоставление их и изучение их связей с типами болот непосредственно окружающей их территории не производилось.

Прибеломорские верховые болота в Карелии занимают юго-восточный участок прибеломорской низменности, примерно от Энгозера, т. е. южнее Кандалакшской губы Белого моря, до границы с Архангельской областью (рис. 1). Низменность на этом участке представляет собой террасированную равнину, наклонную в сторону Белого моря, абсолютная высота которой не превышает 60 м. Террасированность равнины выражена не везде одинаково, в некоторых участках геоморфологи (Лаврова, 1933) насчитывают до четырех террас, но наиболее выражены две — нижняя, с отметками до 10 м над ур. м., и верхняя, с 20-метровой отметкой. Однако эти террасы наиболее отчетливы там, где имеются абразионные уступы, отделяющие одну террасу от другой. И верхняя и нижняя террасы заняты болотными массивами, отделенными друг от друга уступами, или сливающимися, если уступов нет. Нижняя терраса постепенно переходит в литораль, и в неширокой полосе у берега моря располагаются приморские луга и заросли прибрежно-водных растений.

Заболоченность равнины чрезвычайно велика и составляет от 40 до 70% площади. Севернее Энгозера местность сложена преимущественно

кристаллическими породами, которые обнажаются в районе Беломорского побережья, образуя расчлененный рельеф «курчавых» скал (Бискэ, 1959). Низменностью здесь можно назвать только очень узкую полосу, прилегающую к Белому морю. В остальной части преобладают абсолютные отметки до 100 м. На западе Прибеломорская низменность сменяется холмисто-моренным рельефом. На юго-западе она примыкает к широкой полосе развития камов и на юге переходит в Ветряный пояс.

Повсюду в приморской полосе отмечаем наличие крупных болотных массивов и сокращение размеров массивов болот в холмисто-моренном рельефе, камовом и на подступах к Ветряному поясу. Столь же значительны изменения и степени заболоченности: от очень высокой в пределах низменности, до средней в холмисто-моренном рельефе, слабой в камках и ничтожной на территории Ветряного пояса.

Флора болот Прибеломорской низменности бедна и однообразна. На болотах района встречается не более 35 видов сосудистых растений, около 20 видов сфагновых мхов, около 15 видов печеночных мхов и 15—20 видов лишайников. Широко распространены лишь немногие виды, около 10 видов сосудистых растений, из сфагновых мхов — *Sphagnum angustifolium* C. Jens., *S. balticum* Russ., *S. lindbergii* Schimp., *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. nemoreum* Scop.; из печеночных мхов — *Mylia anomala* (Hook.) Gray, *Lepidozia setacea* (Web.) Mitt., *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum., *Cladopodiella fluitans* (Nees) Buch; среди лишайников — *Cladonia alpestris* (L.) Rabh., *C. rangiferina* (L.) Web., *C. sylvatica* (L.) Hoffm., *Cetraria hiascens* Th. Fr., *Icmadophila ericetorum*. Еще меньше видов-эпифитов, к ним относятся *Calluna vulgaris* (L.) Hill, *Empetrum nigrum* L. s. l., *Sphagnum fuscum*, все три вида ягелей, *Mylia anomala* — на повышенных элементах микрорельефа; *Trichophorum caespitosum* Hartm., *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*, *Gymnocolea inflata*, *Cladopodiella fluitans* — в мочажинах.

Часть видов встречается очень редко, в условиях с повышенной минерализацией болотных вод и приурочена к краевым или транзитным проточным топям, изредка окаймляющим или пересекающим болотные массивы, среди них 15 видов сосудистых растений, сфагны *S. apiculatum* H. Lindb., *S. obtusum* Warnst., *S. jensenii* H. Lindb., *S. riparium* Angstr., *S. subsecundum* Nees и *Scapania*.

Широко распространены нетипичные и редкие формы сфагнов, что следует, по-видимому, объяснить неблагоприятными условиями их существования. Наиболее интересной среди таких форм является встреченная нами у Сумпосада форма *S. lindbergii* со слабо разорванными, нело-

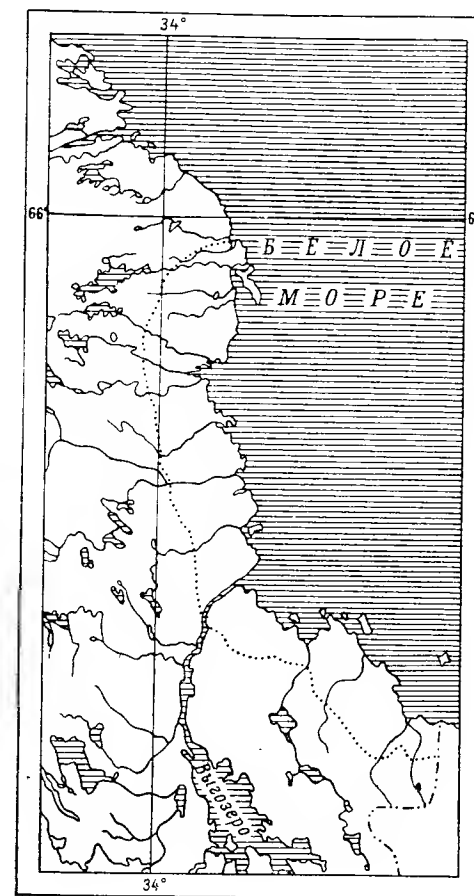


Рис. 1. Карта северо-восточной части Карелии.

Пунктир — граница прибеломорского болотного района.

паточковидными листьями. Наоборот, среди юнгерманиевых мхов и лишайников обильны фруктифицирующие, прекрасно развитые экземпляры.

Господствующим на территории низменности является южноприбеломорский тип верховых болотных массивов, который достиг, как отме-



Рис. 2. Болото у Святой Горы (общий вид). Типичный массив южноприбеломорского типа.

чает И. Д. Богдановская-Гненэф (1949), последней для настоящего времени стадии развития в данном болотном районе (рис. 2). Характерными

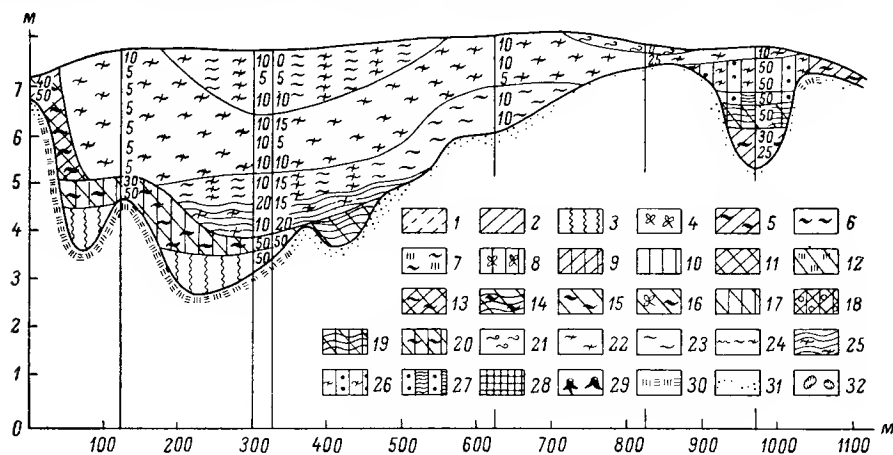


Рис. 3. Строение торфяной залежи болота Малый Нюхчинский Мох.

Условные обозначения для рис. 3, 4, 7-10. Низинные торфы: 1 — гниловый, 2 — осоковый, 3 — тростниковый, 4 — вахтовый, 5 — осоково-сфагновый, 6 — сфагновый, 7 — шейхцериево-сфагновый, 8 — древесно-вахтовый, 9 — древесно-осоковый, 10 — древесный; переходные торфы: 11 — осоковый, 12 — шейхцериевый, 13 — осоково-сфагновый, 14 — пушицево-сфагновый, 15 — сфагновый, 16 — вахтово-сфагновый, 17 — древесный, 18 — осоково-березовый, 19 — пушицево-древесный, 20 — древесно-сфагновый, 21 — папиллозум; верховые торфы: 22 — фускум, 23 — сфагновый мочажинный, 24 — комплексный, 25 — пушицево-сфагновый, 26 — сосново-сфагновый, 27 — сосново-пушицевый, 28 — сарнопель, 29 — пни, 30 — глина, 31 — песок, 32 — камень.

особенностями этого типа являются, как известно, широкое развитие явлений деградации, проявляющееся в резком ослаблении роли сфагновых мхов и замещении их лишайниками и печеночными мхами, развитие

эрозионных процессов и чрезвычайно широкое распространение денудационных явлений.

Форма поверхности болотных массивов этого типа плоско-выпуклая (рис. 3, 4), с резко поднимающимися краями, очень сухими и эродированными. Эти крутые края болот на первый взгляд кажутся торфяными карь-

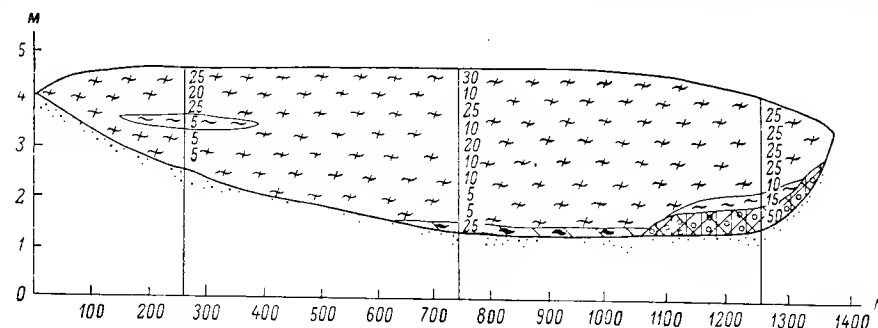


Рис. 4. Строение торфяной залежи болота у Святой Горы.

ерами, так как лишены какой-либо растительности и представляют собой сухой, крошащийся под ногами торф, испещренный трещинками. Краевая обводненная полоса (лагг) обычно отсутствует.

В центре болотного массива располагается грядово-озерковый комплекс (рис. 5). Площадь, занимаемая им на отдельных массивах, колеблется от 10 до 40%. Это связано с

формой поверхности, чем больше размеры выравненной, почти без уклона, центральной части болотного массива, тем большую площадь занимает грядово-озерковый комплекс. Когда находишься на болоте, то создается впечатление хаотической разбросанности озерков и гряд, но с высоты скалистых варак, прорезывающих болотные системы, видна их ориентированность перпендикулярно уклону болотных массивов. Гряды (шириной от 3 до 15 м и высотой около 0.4—0.5 м) покрыты обычно сообществами ассоциации *Calluna—Empetrum—Cladina*; сфагновые мхи (*S. fuscum*, *S. nemoreum*) отеснены к самым краям гряд и покрывают не более 25% площади. Гряды или резко гранчат с озерками, или последние окружены бордюром мочажин с шейхцериево- и топяноосоково-сфагновыми сообществами; между мочажинами и озерками обильны пятна или сплошные участки размытого торфа, ослизненного серовато-бурого сфагнума, а среди мочажин — черные пятна с печеночниками.

Гряды обычно разорваны, и озерки, вернее окружающие их мочажинки, соединяются протоками, то размытыми и денудированными, то покрытыми сфагнами секции *Cuspidata*. Грядово-озерковый комплекс сменяется регрессивным грядово-мочажинным комплексом, где на грядах *S. fuscum* по-прежнему вытеснен лишайниками, а в кустарничковом

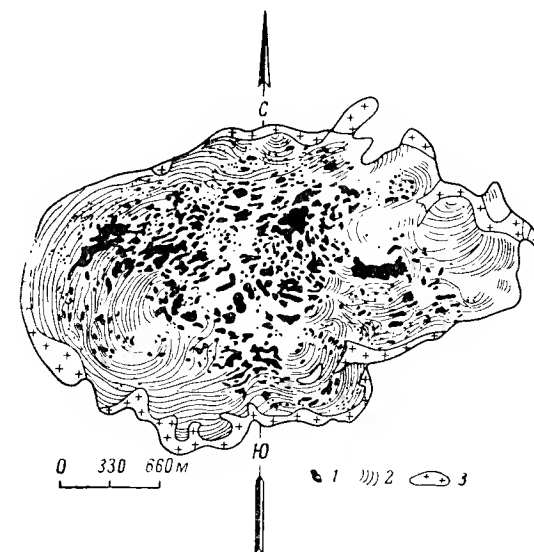


Рис. 5. Рисунок одного из южноприбеломорских болотных массивов.

1 — озерки; 2 — гряды; 3 — верещатник.

покрове преобладают вереск или водяника. Мочажины наблюдаются трех типов. Мочажины с хорошо развитым сфагновым покровом преимущественно из *S. balticum* или *S. lindbergii*, значительно реже доминируют *S. dusenii* Russ. et Warnst., *S. cuspidatum* Ehrh., часто с примесью *S. papillosum* Lindb., *S. tenellum* Pers., в травяном покрове мочажин этого типа преобладают *Carex limosa* L., *Trichophorum caespitosum*, *Eriophorum vaginatum* L. Более широко распространены черные мочажины с печеночными мхами — с *Gymnocolea inflata*, либо с *Cladopodiella fluitans* и примесью некоторых других видов из родов *Cephalozia*, *Calypogeia* и мочажины с голым денудированным торфом, лишь местами покрытым пленками водорослей или с отдельными торчащими ослизненными дернинками сфагновых мхов; редко разбросанные кочки *Trichophorum caespitosum* дополняют общую картину черных мочажин. Летом, в жару, поверхность таких мочажин высыхает и покрывается трещинами. Мочажины соединены друг с другом через разрывы в грядах и расположены на разных уровнях. Весной, по-видимому, вода течет по протокам из мочажины в мочажину, а летом остаются лишь следы водотоков. Ближе к краям массивов размеры мочажин сокращаются и грядово-мочажинный комплекс постепенно сменяется довольно сухим вересково-трихофорово-ягельным сообществом с волнистым микрорельефом, большей частью с редким ярусом сосны. Эта довольно стройная картина сменяющих друг друга комплексов обычно нарушается эрозийными ручьями и другими водотоками, пересекающими болотные массивы.

Помимо озерков грядово-озеркового комплекса, встречаются линейно-вытянутые озерки, подобные описанным И. Д. Богдановской-Гиенэф (1956) в озерно-денудационном комплексе на одном из болотных массивов. Это остатки заросших ручьев или речек, протекавших когда-то по болоту; они и сейчас несколько дренируют болотные массивы, и по краям их появляется несвойственная дистрифным болотам растительность — бордюр из *Sphagnum riparium* с *Carex inflata* Huds. и даже довольно высокие деревья *Betula pubescens* Ehrh. Несвойственная болотным массивам этого типа растительность появляется также в участках слияния отдельных массивов в систему. Это так называемые транзитные топи по терминологии Е. А. Галкиной и др. (1949). Обычно это неширокие, от 25 до 50 м, довольно обводненные полосы с мезоолиготрофной или мезотрофной растительностью; осоково-сфагновые, реже тростниково-сфагновые ассоциации со *Sphagnum apiculatum*, *S. papillosum*, *Carex inflata*, *C. limosa*, *C. rariflora* (Whlbg.) Sm.

Эрозийные ручьи формируются из водотоков, берущих начало в грядово-озерковом комплексе, русло ручья неширокое, и поверхность массива углубляется к ручью. Скорость течения воды в ручьях местами довольно высокая. Так, на болоте у Святой Горы скорость течения воды в центральном эрозийном ручье равнялась 0.1 м/сек. Издали о существовании эрозийного ручья можно узнать лишь по довольно высоким соснам, встречающимся на его берегах, которые выделяются на безлесном фоне. Ручьи дренируют прилегающие к ним участки болот и вокруг них образуются сухие вересковые пустоши.

Торфяная залежь южноприбалтийских болот верхового типа образована комплексным или фускум-торфом (рис. 3, 4). Верховые, преимущественно фускум-торфы, образуют основную часть залежи и нередко доходят до дна, чаще же придонный очень тонкий слой образован травяными, лесными или лесотопяными низинными торфами. В образовании верхних слоев залежи наряду с фускум-торфом участвуют и куспидат-торфы, иногда они образуют и нижние слои залежи.

Химический анализ торфов из верхнего метрового слоя гряды говорит о крайней бедности их питательными веществами и высокой кислотности (см. таблицу). Минимальная величина рН составляет 2.62, зольность колеблется от 0.94 до 2.06%. Очень бедны торфы и минеральными веществами — калием, фосфором, легко гидролизующимися формами азота, основаниями. Химический анализ свидетельствует еще об одной особен-

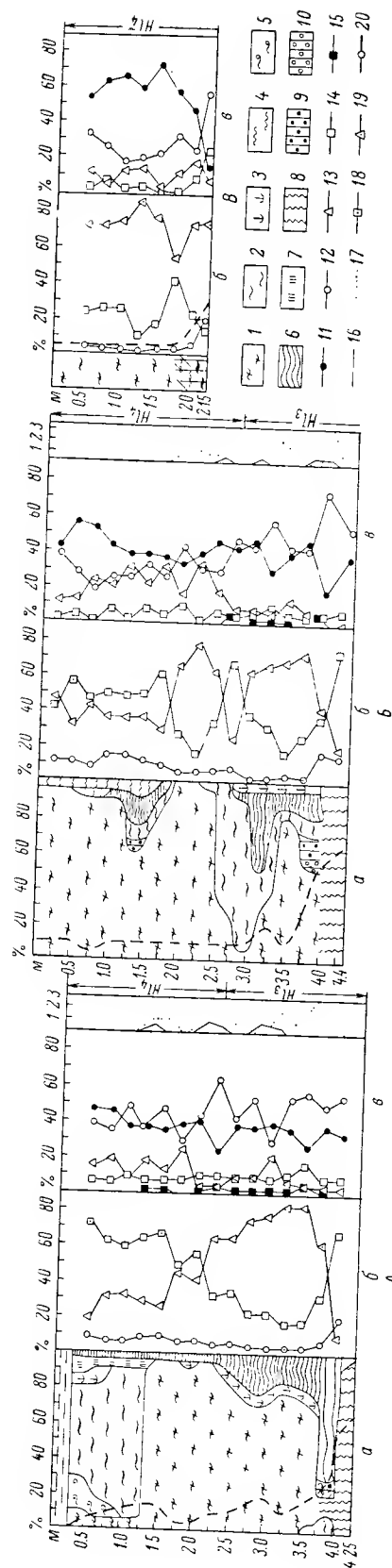
ности торфяной залежи, а именно о некотором обогащении минеральными солями поверхностного слоя в сравнении с ниже расположенными. Это объясняется большей разложивностью верхнего слоя в связи с прекращением нарастания сфагнового покрова. Подобные же результаты были получены И. Д. Богдановской-Гиенэф (1956) при анализе торфов из поверхностного слоя денудированных мочажин. Изменением химического состава она объясняет появление на денудированной поверхности мочажин некоторых мезотрофных и мезострофных видов. Видимо, этим же явлением можно объяснить, например, и появление *S. warnstorffianum* Du Rietz (определение З. Н. Смирновой) на гряде в грядово-озерковом комплексе на болоте у Святой Горы.

Строение залежи свидетельствует о вторичности мочажин на южноприбалтийских болотных массивах (рис. 6, А, а, Б, а). Вопрос о вторичном генезисе мочажин на болотных массивах этого типа был детально разобран Н. И. Пьявченко (1953). По его данным, вторичные мочажины на южноприбалтийских болотах возникли не раньше второй половины субатлантического периода. Совершенно аналогичные результаты получены и нами. Время возникновения вторичных мочажин на Малом Нюхчинском Мхе следует отнести ко второй половине позднего голоцена.

Гряды, по мнению Пьявченко, на болотных массивах южноприбалтийского типа стабильны. Следует пожалеть, что не все приведенные им разрезы под грядой и соответствующей мочажинной доведены до грунта, а обрываются с момента совпадения вида торфа под грядой и мочажинной. Анализ ботанического состава торфа под грядой и соседней мочажинной, проведенный нами на Малом Нюхчинском Мхе, не совпадает с данными Пьявченко о стабильности гряд. Напротив, эти разрезы говорят, что в какой-то период развития болотного массива (а именно в промежутке между концом среднего голоцена и началом позднего) гряда и мочажина менялись местами (рис. 6, А, а, Б, а).

Начало образования южноприбалтийских болот следует отнести к суббореальному времени, что в основном сходится с Кольско-Карельским типом диаграмм по М. И. Нейштадту (1957), схемами пылевых диаграмм для северной и средней Карелии И. М. Покровской (1939) и пылевыми диаграммами Ц. И. Мпн-киной (1963), М. А. Лавровой (1933), Н. И. Пьяв-ченко (1953). Но всеми авторами в районе Беломорской трансгрессии исследовались разрезы, не превышающие 3 м и датировались они чаще всего концом суббореального времени. Нами были исследованы массивы с глу-

Химический состав фускум-торфа в метровом слое гряды, скважина 4, болото Малый Нюхчинский Мох	Глубина взятия образцов	Зольность (в %)	рН солевой	Гидролитическая кислотность (мг/100 г почвы)	Сумма поглощенных оснований (мг/100 г)	Степень насыщенности основаниями (в %)	Общий азот (в %)	Легко гидролизующий азот (в %)	Процент легко гидролизующего азота от общего	Общий гумус (в %)	С (в %)	C/N	P ₂ O ₅ (мг/100 г)	Fe ₂ O ₃ (мг/100 г)	K ₂ O (мг/100 г)	в расчете на воздушно-сухое вещество		
	0.25	2.06	2.65	90.0	18.0	16.75	0.980	0.049	5.0	65.41	37.81	38.56	5.37	20.41	19.5	Следы	Следы	Следы
	0.50	1.23	2.65	97.0	16.0	14.16	0.910	0.056	6.15	67.98	39.29	43.17	4.23	25.64	5.5			
	0.75	0.96	2.62	96.0	12.0	11.11	0.700	0.035	5.0	67.32	38.97	55.67	Следы	25.51	5.5			
	1.00	0.94	2.70	95.0	10.0	9.52	0.770	0.035	4.54	68.43	39.56	51.37	Следы	22.83	5.0			



Подсчет спор сфагнов в разрезах гряды и мочажины, проведенный с целью изучения интенсивности нарастания торфа в разные периоды его образования, показал, что массовое спороношение сфагнов началось в период отложения пушицевого и древесно-сфагновых торфов и предшествовало их смене фускум-торфом. Количество спор сфагновых мхов достигает 400—500% по сравнению с древесной

биной торфа до 5 м, имеющие более раннее время образования.

Пыльцевые спектры обследованных нами болот (рис. 6, А, в, Б, в) характеризуются господством сосны или сосны и березы, большим количеством пыльцы ели, особенно в субатлантическое время, доходящей в максимуме до 35%. С глубины 1.5 м постоянно встречается пыльца широколиственных пород (в основном *Ulmus*), ель на этой глубине сходит к минимуму, а затем на глубине 3—3.5 м образует свой суббореальный максимум (до 20%), ольха на этой глубине местами достигает 10—15%. Эти слои, по-видимому, образовались в начале суббореального времени, которое очень слабо отразилось в строении торфяной залежи (небольшое повышение степени разложения, до 20%, и некоторое увеличение участия пушицы в сфагновом торфе — 25—50%). Отчетливо выраженный пограничный горизонт нами не был обнаружен ни на одном из исследованных массивов, хотя Минкина (1963) отмечает его наличие в средних слоях южноприбеломорских болотных массивов.

пыльцой (рис. 6, А, б, Б, в). — прирост торфа происходил, по-видимому, довольно быстро до глубины 2.25—2 м. — а с глубины 1.75—1.5 м и до поверхности происходит значительное уменьшение количества спор сфагнов и увеличение пыльцы древесных пород. В этот период, когда болотный массив вступил в современную стадию развития (с середины позднего голоцена и до настоящего времени) прирост торфа вверх значительно уменьшился, что особенно хорошо заметно на пыльцевой диаграмме мочажины, неполной по сравнению с пыльцевой диаграммой гряды. Следовательно в мочажине отложение торфа снижается до минимума или приостанавливается совсем, что совпадает с данными Пьявченко (1953) по приросту торфа в мочажинах южноприбалтийских болот.

Болотные массивы южноприбалтоморского типа являются наиболее распространенным, но не единственным типом верховых болот в этом районе.

На нижней террасе с абсолютными отметками до 10 м встречаются молодые приморские верховые болота, активно развивающиеся и в настоящее время. Болотные массивы этого типа чрезвычайно однородны по характеру растительности, строению и глубине торфяной залежи. Форма поверхности их наклонная в сторону Белого моря, т. е. параллельна уклону дна. Дно выстлано мягкой эластичной глиной.

Большая часть площади болотных массивов занята формирующимся грядово-мочажинным комплексом с преобладанием ассоциаций *Sphagneta fuscii* над *Sphagneta cuspidati* col. (преимущественно *S. baltici*). Особенности болот этого типа можно проследить на примере болотного массива «Приморское».

Смелу ассоциацией и комплексов на болотном массиве мы рассмотрели в направлении с севера на юг, т. е. от границы с приморскими лугами до абразионного уступа верхней террасы. Узкая полоса заболоченного леса сменяется кустарничково-фусковым сообществом с волнистым микро-рельефом, то безлесным, то с разреженным ярусом невысокой (около 2 м) сосны. Эта полоса сменяется неясно выраженным грядово-мочажинным комплексом, в грядах сообщества ассоциации *Empetrum nigrum*—*Sphagnum fuscum*, в мочажинах *Eriophorum vaginatum*—*Chamaedaphne calyculata* (L.) Munch.—*Sphagnum balticum*. Комплекс занимает большую часть площади болота, он почти безлесен, и на грядах начинают появляться лишайники (их покрытие до 15—20%), а также *Mylia* и *Lepidozia*, а в мочажинах — *Cladopodiella fluitans*. Ближе к южному краю болота этот комплекс сменяется грядово-мочажинным комплексом, в котором усиливается роль кладоний на грядах; покрытие *S. fuscum* составляет не более половины паочеченного покрова; вереск, встречавшийся в предыдущем комплексе лишь куртинами, становится господствующим видом; в мочажинах увеличивается обилие печеночников, но господствующими видами остаются сфагны секции *Cuspidata*, *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*. Этот комплекс переходит в кустарничково-сфагновое сосновое редколесье, сменяющееся у абразионного уступа березово-сосновой очень обводненной краевой толью, принимающей воды с верхней террасы.

Так же как в случае болотных массивов южноприбалтийского типа, приморские болота пересекаются довольно широкими полосами транзитных топей, которые, кроме вод, поступающих с системы приморских массивов, собирают воды с болотных массивов верхней террасы. Топи заняты травяными и травяно-сфагновыми евтрофными и мезотрофными сообществами и иногда используются местными жителями как сенокосы.

Торфяная залежь приморских болотных массивов верхового типа образована почти нацело слабо разложившимся фускум-торфом (рис. 7). Только нижний более разложившийся слой залежи, 25—50 см, образован пушицево-сфагновым и сосново-сфагновым торфом. Участки переходной и низинной залежи встречаются узкими полосами в краевой зоне и в транзитных топях. Мощность верховой залежи около 2 м, низинной и переходной — от 0.5 до 1.5 м. Приморское болото характеризуется почти одно-

родным пыльцевым спектром, где господствующее значение имеет сосна; береза и ель занимают второстепенное положение (рис. 6, В, в). В самом нижнем слое характер пыльцевого спектра изменяется. Береза приобретает господствующее значение, ольха достигает 25%, ель и сосна встречаются в минимальных количествах. Этот придонный горизонт хорошо синхронизируется со слоями торфа Малого Нюхчинского Мха, лежащими на глубине 1.5—2 м. Образование Приморского болота можно датировать поздним голоценом и даже, по-видимому, не началом его. Большое количество спор сфагновых мхов (300—400%) и совсем небольшой процент пыльцы древесных пород (рис. 6, В, б) свидетельствует о быстром нарастании массива, не прекращающемся до сего времени.

За пределами низменности господствующим типом вдоль северо-западной границы исследованного района являются аапа-болота, характерные особенности которых — вогнутая форма поверхности, преобладание в центре массива грядово-мочажинного или грядово-озеркового ком-

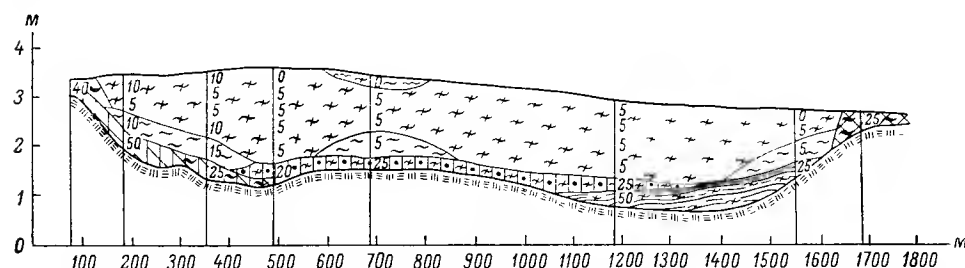


Рис. 7. Строение торфяной залежи Приморского болота.

плекса с грядами с *S. papillosum* и *S. fuscum* и травяными либо травяно-гишновыми мочажинами или озерками с *Nymphaea*, а на периферии — с мезоолиготрофными или олиготрофными сфагновыми сообществами. Торфяная залежь аапа-болот низинная, преимущественно осоковая или осоково-гишновая.

Вдоль западного края, в полосе камового рельефа, развиваются своеобразные болотные массивы камовых котловин, на которых стоит остановиться несколько подробнее, так как сведений о них в литературе мало.

Болотные массивы камовых котловин бывают двух типов, одни — маленькие по площади и неглубокие, по-видимому, молодые, травяно-сфагновые мезотрофные болотца. Примером может служить болото «Пятачок». Почти все болото (длина его 35 м, ширина 15 м) занято фитоценозом одной ассоциации — узколистнопушицево-сфагновой. Только по краю массива узкая полоса (шириной от 0.5—1 м до 3 м) занята сообществом голубично-шаровидноосоково-долгомошной ассоциации. Максимальная глубина торфяной залежи 1.35 м, залежь переходного типа, пнистая, придонный слой образован лесным низинным торфом (рис. 8). В жаркую пору лета такие болотца с поверхности совсем пересыхают, сфагнум крошится, как порошок.

Второй тип болотных массивов камовых котловин — плоские топяные мезоолиготрофные массивы, образующие системы со ступенчатым профилем. Эта ступенчатость прекрасно видна на примере Лапинских болот (рис. 9). На нижних уровнях располагаются мезотрофные или мезоолиготрофные болота. Это или осоково-сфагновые болота, как например на болотном массиве у Тегозера, или более сложные комплексные болота как нижнее Лапинское, — северный край его осоково-сфагновый (*Carex inflata*—*Sphagnum papillosum*), далее к центру идет комплекс ровных трихофорово-сфагновых участков и кустарничково-сфагново-ягельных кочек. В центре — шейхцериево-сфагновая топь, которая сменяется полосой трихофорово-ринхоспоровых сообществ (с вереском на кочках) и по южному краю — трихофорово-вересково-ягельно-фусковыми сообще-

ствами. Торфяная залежь (рис. 9, В) в центре — переходная топяная, нижние слои ее образованы низинными топяными торфами, у южного края залежь верховая, у северного края — переходная топяно-лесная.

На верхних уровнях располагаются плоские олиготрофные деградированные болота. Таковы верхнее и среднее Лапинское и исследованная нами часть болотного массива у Тегозера.

Центральные участки этих болот занимает регрессивный грядово-мочажинный комплекс, встречаются и неглубокие вторичные озерки. На грядах развиваются сообщества ассоциации *Calluna*—*Trichophorum*—*S. fuscum*—*Cladina*, мочажины то с денудированной поверхностью голого торфа, то с печеночниками и водорослями, то сфагновые. Среди сфагнов преобладают *S. lindbergii* и *S. dusenii*, встречаются *S. balticum*, *S. tenellum*, *S. papillosum*, *S. compactum* DC. Периферию массивов образуют сообщества вересково-трихофорово-ягельной ассоциации. Торфяная залежь верховая (рис. 9, А, рис. 10), почти нацело сложена слабо разложившимся фускум-торфом. Лишь придонный 25—75 см слой состоит из переходных и низинных торфов.

Болота камовых котловин имеют тот же возраст, что и южноприбеломорские болота. Сапропелевые отложения на нижнем Лапинском болоте

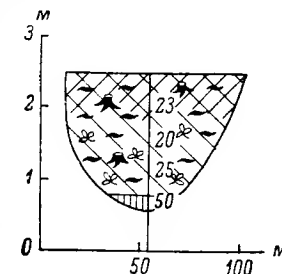


Рис. 8. Строение торфяной залежи болота «Пятачок».

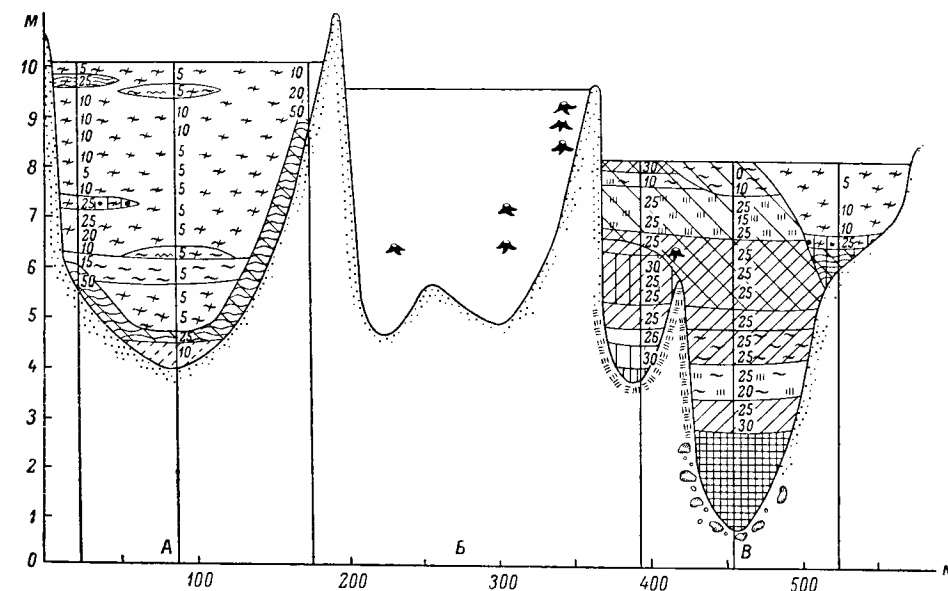


Рис. 9. Строение торфяной залежи Лапинских болот.

А — верхнее, Б — среднее (приведены данные вондировки, залежь как в А), В — нижнее болота.

датируются средним голоценом или атлантическим временем. Торфообразование началось в суббореальный период.

Таким образом, при наличии всех звеньев поперечный профиль Прибеломорской низменности при движении от моря будет иметь такой вид. Зона постоянного прилива — голый вязкий ил с выброшенными водорослями, по верхнему краю зоны растут отдельные дернины *Aster tripolium* L., *Plantago maritima* L., дальше следует часто заливаемая полоса с *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult., с пятнами *Juncus gerardii* Lois., местами с густыми и высокими зарослями тростника. Еще выше — полевидный луг с блюдами соленых озерков с *Salicornia herbacea* L., *Spergu-*

laria salina J. et C. Presl, окруженных редкими зарослями *Aster tripolium*, *Plantago maritima*.

Луга пересекают ручьи и небольшие речушки, которые глубоко врезаются в пл. По их берегам заросли *Alopecurus ventricosus* Pers. За лугами следуют приморские олиготрофные болота нижней 10-метровой террасы, выше располагаются деградированные верховые болота южно-прибеломорского типа. Такой идеальный профиль наблюдается не всегда, то выпадает зона приморских зарослей и лугов, нередко отсутствует нижняя 10-метровая терраса, а следовательно нет и молодых приморских болот.

Однако в целом, несмотря на большую протяженность вдоль береговой линии, прибеломорский район очень однороден по степени заболоченности, растительному покрову и строению торфяной залежи болотных массивов. Лишь самый северный участок его, к северу от р. Воньги, можно рассматривать как переходный. Заболоченность здесь снижается до 40%; болотные массивы все более расчленяются многочисленными суходолами — выходами кристаллических пород. Наряду с деградированными верховыми болотами встречаются и аапа-болота. Однако и в этом северном участке преобладают деградированные верховые болота. К югу от р. Воньги аапа-болота не встречаются вовсе. Северо-западнее Кемь верховые болотные массивы южноприбеломорского типа уже сплошь покрывают низменность, оставляя незаболоченными лишь узкие полосы

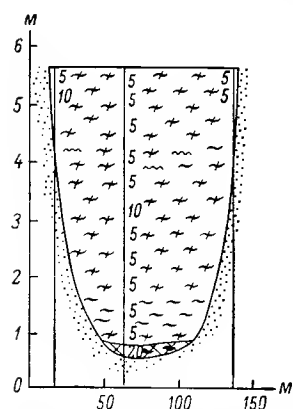


Рис. 10. Строение торфяной залежи болота у Тегозера.

с Карелией и за Северную Двину, является искусственным, неоправданным фактическим материалом.

В заключение нам хотелось бы остановиться еще на одном вопросе: какие факторы явились ведущими в образовании верховых болот южно-прибеломорского типа? Сравнение южноприбеломорских верховых болот с болотными массивами других типов, встречающихся в прибеломорской низменности и по периферии ее, приводит к убеждению, что ведущими факторами являются гидрогеология, геоморфология и возраст. В условиях, однородных по климату и времени образования, но различных по гидрогеологии и геоморфологии, развиваются два противоположных типа болотных массивов — карельские аапа-болота на Беломорском побережье севернее Энгозера и южноприбеломорские — южнее его. В условиях однородных в гидрогеологическом и климатическом отношении развиваются различные типы болотных массивов, если они имеют различный возраст (южноприбеломорский тип и молодые приморские верховые болота). В условиях близких гидрогеологически и по возрасту, но разных по степени океаничности климата, возникают близкие по растительному покрову и строению торфяной залежи болотные массивы (южноприбеломорские болотные массивы и болотные массивы верхних уровней камовых котловин). Таким образом, своим существованием южноприбеломорский тип болотных массивов обязан не океаничности климата, а геоморфологическим условиям, определяющим особенности их формирования и их возраст.

ЛИТЕРАТУРА

- Бискэ Г. С. (1959). Четвертичные отложения и геоморфология Карелии. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1949). Типы верховых болот СССР. Тр. II Всесоюз. географ. съезда, III. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1956). О некоторых регрессивных явлениях на верховых болотах. В сб.: Акад. В. Н. Сука-

чеву к 75-летию со дня рождения. — Галкина Е. А., С. Г. Гилёв, К. Е. Иванов и Е. А. Романова. (1949). Применение материалов аэрофотосъемки для гидрографического изучения болот. Тр. ГГИ, 13(67). — Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Кац Н. Я. (1961). О выпуклых болотах побережий морей на западных границах СССР. Бюлл. МОИП, 66, 2. — Лаврова М. А. (1933). О результатах геологических исследований в районе Беломорского бассейна. Тр. II Международн. конф. по изуч. четвертич. периода Европы, 2. — Минкина Ц. И. (1963). Материалы к определению возраста торфяных отложений КАССР и некоторые особенности их стратиграфии. Уч. зап. ПГУ, 145. Доклады совещания по геоботаническому исследованию болот северо-запада СССР. — Нейштадт М. П. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Покровская Н. М. (1939). Палеоботаническая характеристика четвертичных отложений Карелии. Тр. Советск. секц. Международн. ассоц. по изуч. четвертич. периода, IV. — Пьявченко Н. И. (1953). К познанию природы грядово-мочажинных болотных комплексов карельского типа (на примере прибеломорских болот). Тр. Инст. леса, XIII. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Тр. Геоморфолог. инст., 4.

Институт биологии Петрозаводского государственного университета.

ON THE BOGS ALONG THE WHITE SEA COAST IN KARELIA

By G. A. Yelina and T. K. Yurkovskaya

SUMMARY

The object of this study were the oligotrophic bogs situated on the coast of the White Sea along the Murmansk Railway. The species composition of the vegetational cover of the bogs, the structure of peat deposits, the botanical (and, in part, the chemical) composition of the peat were studied. The types of bogs are characterized and the problem of their genesis is discussed. A conclusion is drawn by the authors that the major factor that contributed to the formation of the Southern White Sea type of bog complexes was not the oceanic character of climate, but rather the geomorphological conditions that have determined both the age of these complexes and the peculiar features of the process of their formation.

УДК 582.261 (26.01 : 262.5 + 262.54 + 262.8)

И. В. Макарова

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
ПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО, АЗОВСКОГО
И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ

С 2 рисунками

(Получено 25 VI 1964)

За последние годы в советской литературе появилось много работ, в том числе и монографий (Морозова-Водяницкая, 1948, 1954; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963), посвященных различным вопросам жизни планктонных водорослей наших южных морей. И это вполне оправдано, так как важные в народнохозяйственном отношении Черное, Азовское и Каспийское моря действительно заслуживают всестороннего и полного изучения. Несмотря на различия в физико-географических особенностях, систематическом составе и количественном развитии населяющих их животных и растений, эти три моря¹ обладают также и значительным сходством. Прежде всего, по сравнению с океаническими водами, они имеют пониженную соленость воды (максимальная соленость Черного моря 18‰, а Каспийского и Азовского морей 13‰) и повышенную температуру ее глубинных слоев. Кроме того, их объединяет единство происхождения, обусловленное геологической историей.

В среднемиоценовое время современные котловины Черного, Азовского и Каспийского морей были заняты единым морем (часть исчезающего Тетиса), простиравшимся с востока на запад, где оно имело связь с мировым океаном (Архангельский и Страхов, 1932). Горообразовательные процессы способствовали обособлению от этого моря отдельных бассейнов, постепенно опреснявшихся под влиянием притекающих пресных вод. В позднемиоценовое время обособилось опресненное Сарматское море, в котором в результате утраченной связи с мировым океаном исчезли типичные морские обитатели и постепенно сформировалась солоноватоводная сарматская фауна и флора. Продолжительность существования Сарматского озера-моря была относительно небольшой и вскоре оно начало сокращаться и распадаться на отдельные, еще более опресненные водоемы (Андрусов, 1888).

В конце миоцена образовалось Мэотическое море, занимавшее меньшую площадь, но в результате небольшой трансгрессии установившее связь с открытым океаном, вследствие чего в этом море появились многие средиземноморские виды. В дальнейшем опять последовало сокращение водоема и его опреснение (Мазарович, 1938). В восточной части Мэотического моря существовали условия, близкие к современным гидрологическим условиям Черного моря. Последующее опреснение Мэотического моря привело к образованию внутреннего солоноватого Понтического озера-моря (Герасимов и Марков, 1939). Его соленость соответствовала современной каспийской, а очертание и размеры были сходны с Мэотическим морем. К концу понтического времени, в результате поднятий дна, Каспийский

¹ Аральское море не принимается здесь во внимание из-за слабой изученности его фитопланктона.

бассейн отделился от Черноморской части Понтического озера-моря (Архангельский и Страхов, 1932). С обособлением этих бассейнов формирование в них флоры и фауны шло независимо.

Черноморский бассейн то утрачивал, то восстанавливал связь с мировым океаном, что приводило к резкой смене его населения. В Каспийском бассейне, хотя он и испытывал периоды трансгрессий и регрессий, формирование флоры и фауны шло более постепенно, так как его связь с океаном была уже утрачена, если не считать кратковременных соединений с Черным морем в четвертичное время через Кумо-Манычскую впадину (Зенкевич, 1963), благодаря чему некоторое проникновение средиземноморских элементов в Каспий все же имело место. Наконец, в последние годы в Каспии произошло новое обогащение организмами — водорослями и животными, внесенными человеком, а также вероятно, проникшими через Волго-Донской канал (Зевина, 1959; Зенкевич, 1963). Важно, однако, отметить, что в настоящее время по гидрологическому режиму, физико-химическим особенностям воды и видовому составу растений и животных Каспийское и Азовское моря наиболее родственны между собой, хотя первое является внутренним замкнутым водоемом.

Для решения всех этих вопросов, изучение диатомовых водорослей планктона Черного, Азовского и Каспийского морей дает очень много ценного. Прежде всего оно свидетельствует о том, что систематический состав планктонных диатомовых морского происхождения обедняется от Черного к Каспийскому морю, что закономерно связано с увеличением опреснения и высокой степенью изолированности. Сравнение богатства видового состава диатомовых наших южных морей и Адриатического моря как наиболее изученного (Issel, 1925; Vátova, 1928; Egegovic, 1936) и имеющего типичную морскую соленость дает нам об этом полное представление (см. рис. 1).

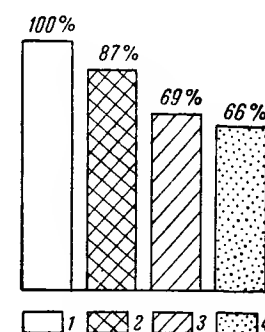


Рис. 1. Количественное соотношение планктонных видов диатомовых водорослей в Черном, Азовском и Каспийском морях (в процентах от общего числа их в планктоне Адриатического моря).

1 — Адриатическое море; 2 — Черное море; 3 — Азовское море; 4 — Каспийское море.

Моря	Соленость максимальная (в ‰)	Количество видов планктонных диатомовых
Адриатическое море	38	110
Черное	18	96
Азовское	13	84
Каспийское	13	73

ТАБЛИЦА 1

Сравнительный перечень родов планктонных диатомовых водорослей Адриатического моря, полностью отсутствующих в Каспийском море

Роды	Адриатическое море	Черное море	Азовское море	Роды	Адриатическое море	Черное море	Азовское море
<i>Schröderiella</i>	+	—	—	<i>Asteromphalus</i>	+	+	—
<i>Asterolampra</i>	+	—	—	<i>Hemiaulus</i>	+	+	—
<i>Dactyliosolen</i>	+	—	—	<i>Cerataulina</i>	+	+	—
<i>Guinardia</i>	+	—	—	<i>Leptocylindrus</i>	+	+	+
<i>Bacteriastrum</i>	+	—	—	<i>Ditylum</i>	+	+	+
<i>Gossleriella</i>	+	—	—	<i>Actinoptychus</i>	+	+	+
<i>Euodia</i>	+	—	—	<i>Detonula</i>	+	+	+
<i>Thalassiothrix</i>	+	—	—	<i>Endictya</i>	+	+	—

ТАБЛИЦА 2
Диатомовые-эндемики Черного, Азовского
и Каспийского морей

Диатомовые	Каспий- ское море	Азовское море	Черное море	Обнаруженные в неогеновых отложениях
<i>Hyalodiscus scoticus</i> var. <i>griseolus</i> Pr.-Lavr.	—	+	—	—
<i>H. sphaerophorus</i> Makar.	—	—	—	—
<i>Podosira parvula</i> Makar. et Pr.-Lavr.	+	—	—	—
<i>Skeletonema cylindraceum</i> Pr.-Lavr. et Makar.	—	—	—	—
<i>Cyclotella caspia</i> var. <i>affinis</i> Pr.-Lavr. et Ma- kar.	+	—	—	—
<i>Stephanodiscus socialis</i> Makar. et Pr.-Lavr.	+	—	—	—
<i>Thalassiosira aculeata</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	ак ¹
<i>Th. antiqua</i> var. <i>septata</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Th. parva</i> Pr.-Lavr.	—	+	—	с
<i>Th. variabilis</i> Makar.	—	—	—	с, м
<i>Th. tenera</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	м
<i>Th. subsalina</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	с, ак
<i>Th. coronifera</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	с, ак
<i>Th. caspica</i> Makar.	—	—	—	—
<i>Th. affinis</i> Makar.	—	—	—	—
<i>Th. incerta</i> Makar.	—	—	—	—
<i>Th. hustedtii</i> var. <i>vana</i> Makar. et Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Th. ornata</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Coscinodiscus proximus</i> Makar.	—	—	—	—
<i>Actinocyclus paradoxus</i> Makar.	+	—	—	—
<i>Detonula subtilissima</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Chaetoceros minutissimus</i> Makar. et Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Ch. heterovalvatus</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Ch. similis</i> f. <i>solitarius</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Ch. dubius</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Ch. fallax</i> Pr.-Lavr.	—	—	—	—
<i>Ch. subtilis</i> var. <i>subtilis</i> f. <i>knipowitschii</i> (A. Henck.) Pr.-Lavr.	—	+	+	с, ак
<i>Ch. subtilis</i> var. <i>abnormis</i> f. <i>simplex</i> Pr.-Lavr.	+	+	+	—
<i>Ch. subortilis</i> Pr.-Lavr.	—	+	+	м
<i>Ch. paulsenii</i> Ostf.	+	+	+	с, м, ак
<i>Ch. scabrosus</i> Pr.-Lavr.	—	—	+	м
<i>Ch. insignis</i> Pr.-Lavr.	—	—	+	—
<i>Ch. oppositisetaceus</i> Pr.-Lavr.	—	—	+	—
<i>Ch. turbineus</i> Makar. et Pr.-Lavr.	+	—	—	—
<i>Ch. mirabilis</i> Makar.	+	—	—	—
<i>Ch. lorenzianus</i> f. <i>subsalinus</i> Pr.-Lavr.	—	+	—	—
<i>Ch. constrictus</i> var. <i>ambiguus</i> Pr.-Lavr.	—	+	—	—
Итого	22	17	17	10

Примечание. с — диатомовые в сарматских отложениях; м — в мэотических; ак — в акчагыльских.

Детальное сравнение видовых списков показывает, что в этом ряду морей по мере понижения солености уменьшается не только количество видов, но и сходство видового состава (рис. 2). Так, Черное море, связанное со Средиземноморским бассейном, имеет 32 вида (29%), общих с Адриатическим морем, Азовское море благодаря связи с Черным морем аналогично имеет 22 вида (20%), общих с Адриатическим, а Каспийское — всего 11 видов (10%). Что касается общности видового состава Каспийского моря с Черным и Азовским морями, то наибольшее сходство обнаруживается у него с Азовским морем — 53 общих вида, а с Черным — 42. В свою очередь Азовское море имеет 50 видов, общих с Черным (Прошкина-Лавренко, 1963).

Опреснение и изоляция водоема приводят не только к обеднению видового состава фитопланктона, но и к выпадению из него некоторых родов диатомовых водорослей, представители которых более стеногалинны и не могли приспособиться к новым условиям существования (табл. 1).

Так, в Черном море отсутствуют представители 8 родов, обитающих в Адриатическом море, в Азовском море их уже 12, а в Каспийском — 16.

Характерной особенностью наших южных морей является наличие эндемичных видов, до сих пор еще не обнаруженных в других морях (табл. 2). При этом, чем раньше у моря была утрачена связь с мировым океаном и другими морями, тем самобытнее его флора диатомовых, состоящая из солоноватоводных эвригаллиных форм. Каспийскому морю, давно утратившему связь с мировым океаном, присущи наибольшие черты самобытности. В его современном фитопланктоне обнаружено 22 эндемика диатомовых водорослей, из которых 14 являются аборигенами Каспия. В Черном и Азовском морях найдено одинаковое количество эндемиков — 17 (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963), причем свойственных только Азовскому морю — 4, а только Черному — 6. По всей вероятности, эти цифры не являются абсолютными и изменятся при дальнейших исследованиях. Однако современные данные позволяют установить, что обитателям Каспийского моря эндемизм свойствен в высшей степени. Это находит яркое подтверждение и среди животного мира Каспия: из общего числа (314) видов животных 222 являются его эндемиками (Зенкевич, 1963).

Помимо эндемичных видов растений и животных, в южных морях СССР имеется также значительное количество реликтов. Особенно много реликтовых видов в Каспийском море. Ископаемые предки современных представителей растительного и животного мира, находимые в отложениях южно-русских морей, существовавших на территории современных котловин Черного, Азовского и Каспийского морей, дают возможность восстановить историю смены их населения

ТАБЛИЦА 3
Количество видов диатомовых
водорослей, обнаруженных
в планктоне южных морей и в
ископаемом состоянии

Возраст	Черное море	Азовское море	Каспийское море
В неогене	31	32	23
» сармате	23	25	19
» мэотисе	20	17	9
» акчагыле	4	5	4

в различные геологические периоды и подтвердить непосредственную преемственность современной фауны и флоры от древних водоемов неогена (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Макарова, 1957). Диатомовые водоросли дают в этом отношении очень наглядный материал, обобщенный в табл. 3.

Из приведенных данных видно, что современные диатомовые планктона Черного, Азовского и Каспийского морей имеют значительное количество своих предков в морях неогенового времени. Число общих видов значительно возрастает, если учесть современные бентосные виды, богато представленные в неогеновых отложениях. Среди эндемиков южных наших морей (табл. 2) 10 видов являются реликтовыми. Таким образом, изучение диатомовых водорослей в планктоне наших южных морей и в осадках древних морей, существовавших на их территории, позволяет выявить общность видового состава и установить преемственность современной флоры диатомовых от древних водоемов позднетретичного времени. Наши данные подтверждают представление о южном происхождении современной флоры диатомовых водорослей Черного, Азовского и Каспийского морей, состоящей в основном из солоноватоводных автохтонов.

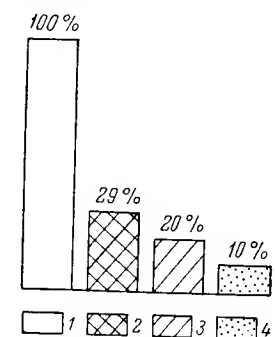


Рис. 2. Количественные соотношения общих видов Черного, Азовского и Каспийского морей по отношению к Адриатическому морю.

1 — Адриатическое море; 2 — Черное море; 3 — Азовское море; 4 — Каспийское море.

Андрусов Н. И. (1888). Очерк истории развития Каспийского моря и его обитателей. Изв. имп. Русск. географ. общ., 24, 1—2. — Архангельский А. Д. и Н. М. Страхов. (1932). Геологическая история Черного моря. Бюлл. МОИП, отд. геол., 10, 1—3. — Герасимов И. П. и К. К. Марков. (1939). Четвертичная геология. — Зевина Г. Б. (1959). Появление новых организмов в образованиях в Каспийском море после открытия Волго-Донского канала. Природа, 7. — Зенкевич Л. А. (1963). Биология морей СССР. — Мазарович А. Н. (1938). Основы геологии СССР. — Макарова И. В. (1957). Очерк диатомовых водорослей планктона Среднего и Южного Каспия. Бот журн., 5. — Морозова-Водяницкая Н. В. (1948, ч. I и 1954, ч. II). Фитопланктон Черного моря. Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР, VI, VIII. — Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963). Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. — Егсегович А. (1936). Etudes qualitatives et quantitatives du phytoplancton dans les eaux cotière de l'Adriatique oriental moyen cours de l'année 1934. Acta Adriatica, 1, 9. — Issel R. (1925). Ricerche sulle variazioni del plankton nelle acque di Rovigno e di Quarto, 1922—1923, R. Comit. Talass. Memoria, 115. — Vatrova A. (1928). Compendio della Flora e Fauna del Mare Adriatico presso Rovigno Memoria, № 143, R. Comit. Talass. biolog. mar. Adriatico-Rovigno, 14.

УДК 581.43:582.475(574)

А. Г. Гасель и Н. А. Воронков

КОРНЕВАЯ СИСТЕМА СОСНЫ *PINUS SILVESTRIS* L. НА ПЕСЧАНЫХ ПОЧВАХ КАЗАХСТАНА И ДОНА

С 10 рисунками

(Получено 25 V 1964)

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

CHARACTERISTIC FEATURES OF THE DIATOM FLORA OF THE BLACK SEA, THE AZOV SEA AND THE CASPIAN SEA PLANKTON

By I. V. Makarova

SUMMARY

The investigation of the systematic composition of the diatoms in the phytoplankton of the Black Sea, the Azov Sea and the Caspian Sea and its comparison with that of the Adriatic Sea affords the evidence of the impoverishment of the species composition of the plankton diatoms of marine origin progressing from the Adriatic to the Caspian Sea. The Black Sea has 29 per cent of species common with the Adriatic Sea, while the Azov Sea and the Caspian Sea have 20% and 10% of species common with the Adriatic Sea respectively. Freshening and isolation of a water-body result not only in the impoverishment of the species composition of the phytoplankton, but also in the disappearance of a number of marine genera of diatoms. Sixteen genera of marine plankton diatoms out of those known in the Adriatic Sea are lacking in the Caspian Sea.

A characteristic feature of the Black, Azov and Caspian seas is the presence of endemic species. In the Caspian Sea there are 22 endemic species, while the Black and Azov seas have 17 endemic species each. Besides the endemic species, our southern seas are also inhabited by some relict species persisting since the Neogene, which affords the possibility of establishing the affinity of the recent diatom flora to that of the ancient seas of the Late Tertiary.

Корневая система сосны, как известно, отличается большой пластичностью; даже в сходных на первый взгляд песчаных почвах сосна развивает корневую систему различного строения. Наиболее заметное влияние на ее строение оказывают механический состав, глубина и степень гумусированности песчаных почв, а также глубина залегания уровня грунтовых вод. Наша работа посвящена изучению архитектоники корневых систем в зависимости от указанных факторов с вытекающими из этого выводами по созданию лесных культур на песках.

Исследования проводились в подзоне сухой степи — в естественных насаждениях островного бора Аман-Карагай в Кустанайской области (1958 г.) и в искусственных насаждениях сосны на Арчадинско-Донских песках в Волгоградской области (1959—1963 гг.). Годовое количество осадков и в Аман-Карагае и в Арчаде около 300 мм, испаряемость 600—800 мм. Изучение корневых систем сосны сопровождалось наблюдениями за влажностью почвы (1 раз в месяц, летом), за суточными и сезонными колебаниями грунтовых вод и определением транспирации сосны.

Корневая система сосны на участках с доступными для корней грунтовыми водами

Изучены 4 самосевных дерева сосны 16—30-летнего возраста (табл. 1). Корневые системы их наиболее гармонично развиты в бору Аман-Карагай в молодняках сосны, возникших самосевом (500—700 шт. на га) на луговых участках в очень влажных 1941—1942 гг. В травостое преобладают (покрытие 70—80%) вейник наземный, овсяница Беккера. Луговая связнопесчаная почва имеет гумусовый гор. А мощностью 20 см и переходный гор. АВ — 30 см.

1-й э к з е м п л я р. Раскопанная 16-летняя сосна (рис. 1) имела темно-зеленую хвою, диаметр стволика у корневой шейки 8 см, высоту 295 см. Горизонтальные корни распределены двумя ярусами на глубинах 10—15 и 20—30 см. Максимальная их длина 4 м. Всасывающих окончаний много, особенно во втором ярусе. Вертикальные корни проникли на 10 см глубже весеннего уровня грунтовых вод (170 см), осенью зеркало грунтовых вод опустилось до глубины 240 см. Мощность капиллярной каймы 120 см.

2-й э к з е м п л я р. Сходное строение корней сосна имеет и на Дону в Арчадинском лесхозе (рис. 2), на дерново-луговых глееватых почвах в межбугровом понижении при весеннем уровне грунтовых вод 90 см и осеннем 160 см; мощность капиллярной каймы 50—60 см. Почти все горизонтальные корни 30-летней самосевной сосны располагались здесь в гу-

ТАБЛИЦА 1

Размеры и характер распространения корневых систем сосны в различных почвенно-грунтовых условиях

Почвы	Возраст дерева (лет)	Максимальная длина корней (в см)			Максимум всасывающих окончаний на глубинах (в см)		Глубина грунтовых вод		Мощность капиллярной каймы (в см)
		поверхностных	стержневых	якорных	поверхностных	стержневых	весной	осенью	

На участках с доступными для корней грунтовыми водами

*Лугово-каштановые связнопесчаные	16	400	220	125	15—30	100—200	—	240 см	115
Лугово-болотные песчаные	30	—	130	100	5—20	80—105	92 см	160 »	75
*Граница осолоделых и солонцеватых почв	16	220	20	100	5—15	70—100	83 »	168 »	95
*Дерново-подзолистые связнопесчаные (подрост под пологом материнского насаждения)	16	180	140	70	—	50—100	150 »	230 »	105

На глубоководных местообитаниях

Дерново-степные связнопесчаные глубокогомусированные	75	700	—	195	10—50	50—80	—	5—20 м	
Дерново-степные связнопесчаные среднегомусированные	5	150	105	70	5—20	3—60	—	4—5 »	80
Дерново-степные легкосупесчаные, подстилаемые 2-метровым суглинком	20	—	220	200	10—50	200—220	—	15—20 »	
Дерново-степные связнопесчаные неполнопрофильные и погребенные	20	1100	190	250	10—40	60—120	—	5—6 см	80
То же	50	1200	350	350	20—50	50—140	—	5—6 »	80
Лугово-степные связнопесчаные глубокогомусированные	48	700	320	320	10—70	140—170	—	15—20 м	
*Темнокаштановые связнопесчаные степные	13	300	250	160	10—30	100—220	—	5—6 см	150
Котловина выдувания с золовым наносом песка	48	1800	370	240	10—30	100—120	—	15—20 »	

мусовом горизонте (14 см). Он почти не пересыхает и корни поднимаются к самой поверхности почвы, сильно ветвясь даже в подстилке. Вертикальные корни проникают вглубь на 180 см. В мае—июне они и некоторые горизонтальные корни находятся в капиллярной зоне, а часть корней оказывается на 25—30 см ниже зеркала грунтовых вод. Пребывание корней в зоне насыщения в течение 1—1.5 месяцев не приводит к их гибели (Орлов, 1962). Наличие летом ритмичных суточных колебаний грунтовых вод свидетельствует о том, что корни сосны используют не только

* Раскопки в бору Аман-Карагай.

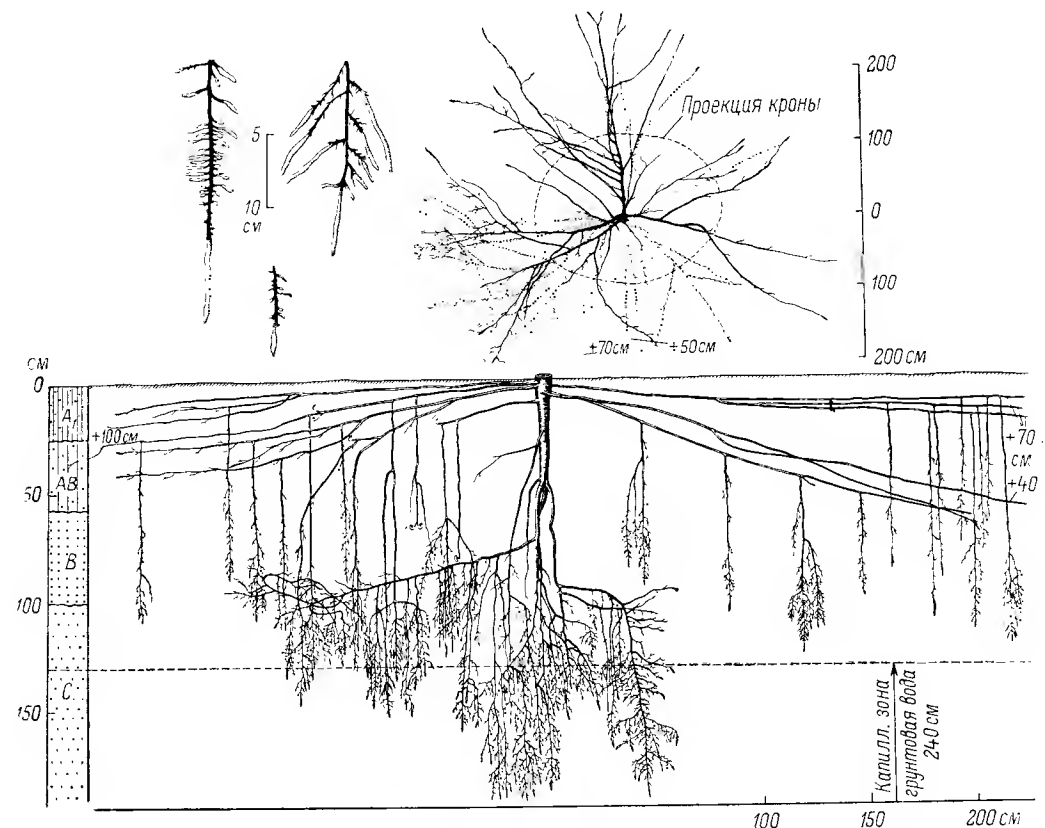


Рис. 1. Корневая система 16-летней сосны в бору Аман-Карагай.

Вверху справа — план поверхностных корней; вверху слева — ростовые окончания. (Рис. В. К. Орловой и Н. А. Воронкова, 1958 г.).

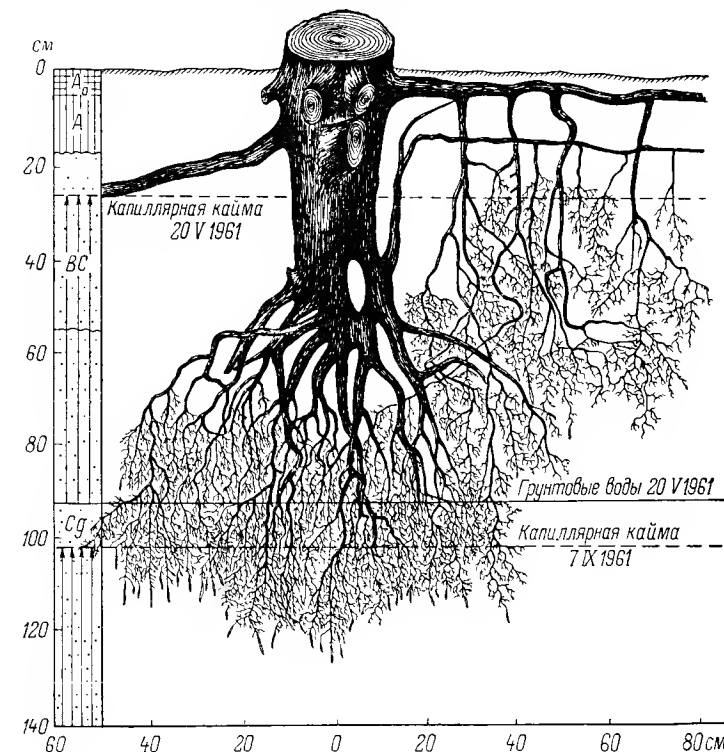
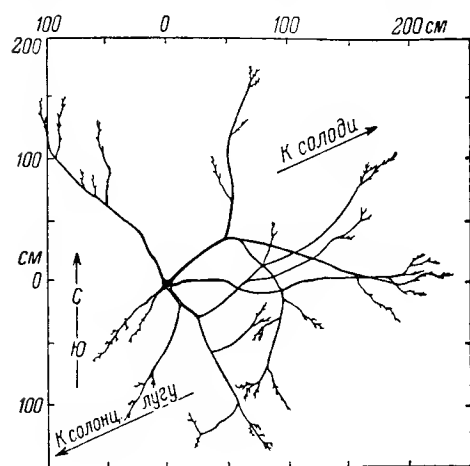


Рис. 2. Корневая система 30-летней сосны в Арчаднском лесхозе (рис. Н. А. Воронкова, 1961 г.).

почвенную влагу, но и влагу грунтовых вод (Воронков, 1963). Как известно, суточная пульсация грунтовых вод обусловлена в основном десукционной деятельностью корней растений (Знаменский, 1938; Кулик, 1959).

3-й э к з е м п л я р. Значительные отличия отмечены в строении корней сосен, произрастающих на луговых солонцеватых почвах в бору Аман-Карагай: 16-летняя сосна была раскопана на границе лугового солонца и солоди, запятой густым самосевом сосны (1942 г.) (рис. 3).



Уровень грунтовых вод весной 83 см, осенью 170 см. В сторону солонца шли только три короткие (40—50 см) горизонтальные корни без якорных ответвлений, в сторону же солоди направлялось много корней и длина их достигала 1.5—2 м. Сосредоточены горизонтальные корни сосны в основном в гумусовом горизонте, так же как и корни трав. Корни сосны имели якорные ответвления, но в плотные горизонты, В₁ и особенно в гор. В₂, они проникали лишь кое-где, по трещинам. И только в песке гор. С (70—

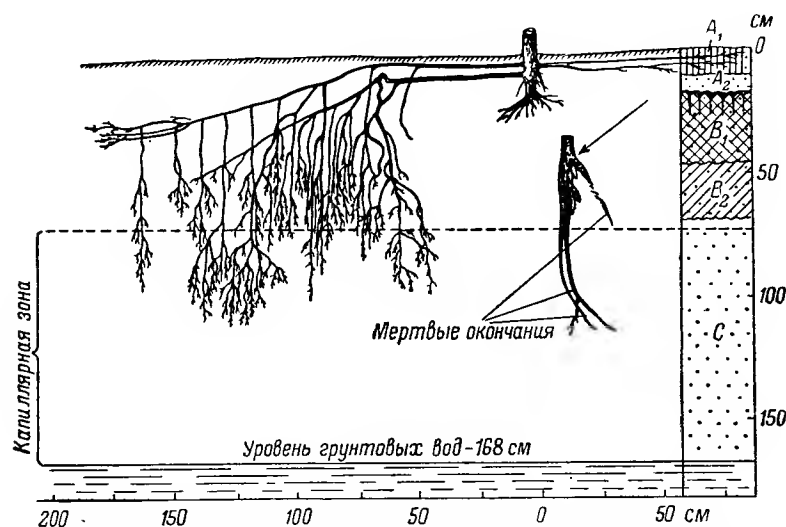


Рис. 3. Корневая система 16-летней сосны на границе солонца и солоди в бору Аман-Карагай. Вверху слева — план корней. (Рис. В. К. Орловой и Н. А. Воронкова, 1958 г.).

100 см) у некоторых якорных корней образовались «бороды» всасывающих корешков. Стержневой корень на глубине 10—15 см распадался на ряд горизонтальных тонких корешков, которые стлались над плотным иллювиальным горизонтом.

Итак, хотя сосенка и поселилась на луговом солонце, но основное питание она получала из осолоделой почвы. Функции недоразвитого стержневого корня приняли на себя якорные корни.

4-й э к з е м п л я р. На дерново-подзолистых связнопесчаных почвах Аман-Карагай под пологом 85-летнего материнского насаждения с полнотой 0.5—0.6 была раскопана 16-летняя сосна (рис. 4). Грунтовые воды обнаруживались здесь на глубине 150 см в июне и на глубине 240 см — в августе. Мощность капиллярной каймы 130—140 см. Ближайшие мате-

ринские деревья находились на расстоянии 1.6—3.0—4.0 м. Рост и общее состояние дерева плохое, высота 147 см, диаметр у корневой шейки 2.1 см. Горизонтальные корни (их всего четыре) в гор. А на глуб. 5—10 см почти не ветвятся, длина их не превышает 180 см. Почва занята в основном корнями материнских деревьев: на площадке 0.8×1.8 см содержалось 312 г материнских корней (из них корни, имеющие общий вес 181 г — тоньше 3 мм), раскопанная же сосенка имела только 10 г корней, и лишь на глубине 35—40 см число ее корней несколько увеличилось.

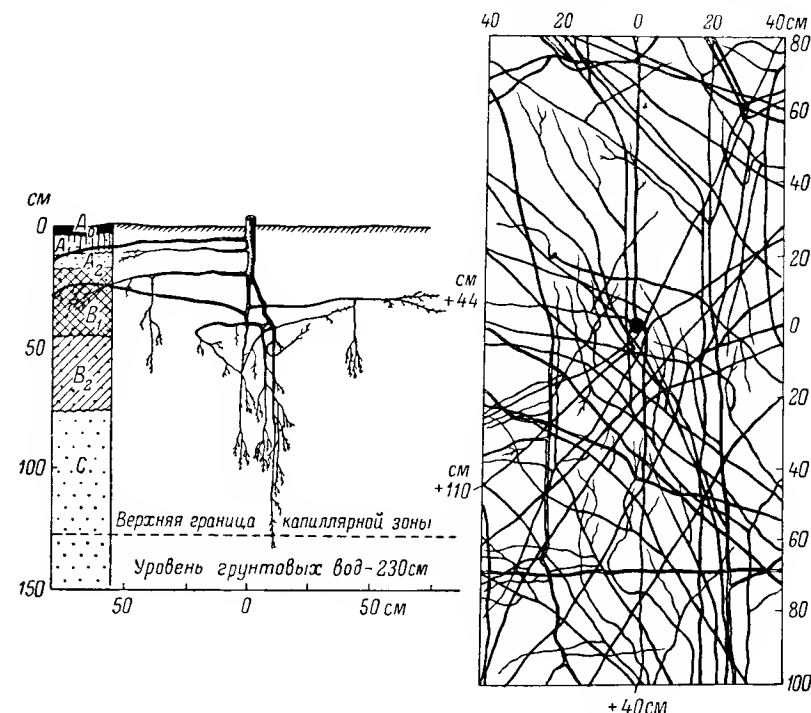


Рис. 4. Корневая система 16-летнего подростка сосны в бору Аман-Карагай.

Справа — план горизонтальных корней подростка (темные линии) и материнского насаждения. (Рис. В. К. Орловой и Н. А. Воронкова, 1958 г.).

В подстилающий песок (гор. С) проникают только 3—4 ответвления стержневого корня, заканчивающиеся на глубине 140 см. В этом слежавшемся песке особенно заметна приуроченность живых корней к трубкам отмерших полуразложившихся корней материнских деревьев. Однако иногда растущие корни пересекают трубки и не заходя в них.

Корневая система сосны на глубоководных местообитаниях

На Дону изучены корневые системы 13 сосен в возрасте 45—60 лет и несколько десятков экземпляров в возрасте 1—3 года. Условия местопроизрастания их различны: пологобугристые пески с дерново-степными почвами разной мощности, котловины выдувания с зачаточным гумусовым горизонтом, увалистая равнина с глубокогогумусированными связнопесчаными и легкосупесчаными дерново-степными и (реже) лугово-степными почвами. В бору Аман-Карагай изучены корни самосевных сосен на темнокаштановых супесчаных почвах. В степном Заволжье раскопаны сосны в культурах на дерново-степных связнопесчаных почвах, развитых на карбонатных песках (Николаевский лесхоз). Грунтовые воды во всех случаях залегали глубже 5 м.

На таких глубоководных местообитаниях загруженный корнями сосны гумусовый горизонт почвы подвержен значительному иссушению, особенно под густыми молодняками, где к концу лета почва пересыхает до влажности завядания деревьев на глубину 0.5—0.6 м на песчаных и до 1.5—1.6 м на легкосупесчаных почвах.

В характере распространения и степени развития корней при глубоком залегании грунтовых вод имеется много общего между отдельными деревьями. Прежде всего длину горизонтальных корней определяет богатство почвы питательными веществами и влагой. Подтвердились литературные данные (Тольский, 1907; Оловяникова, 1962) о том, что на более богатых супесчаных почвах горизонтальные корни сосны менее длинные (8—10 м), чем на бедных песчаных почвах (табл. 1); наиболее длинные (до 20 м) поверхностные корни обнаруживаются на почти безгумусных песках бугров или котловин выдувания. Выяснилось также, что основная масса корней сосредоточивается на глубине 10—40 см в мелкогумусированных песках и на глубине 10—80 см в глубокогогумусированных степных связнопесчаных почвах. В последних возникают два-три яруса горизонтальных корней и сосредоточивается значительная часть вертикальных корней. В эоловом наносе песка, содержащем некоторое количество остаточного гумуса, закономерности распространения корней примерно такие же, как и в гумусовых горизонтах.

На черноземовидных супесчаных почвах Дона под 20-летними культурами сосны 98% ее корней сосредоточено в гор. A+B₁+B₂, в слое почвы 0—170 см, из них 68% приурочено к слою 10—50 см (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Распределение корней (их воздушно-сухой вес в г) по генетическим горизонтам почвы под 20-летними культурами сосны в Арчадинском лесхозе (повторность трехкратная, размер образца почвы 100×1000×10 см)

Толщина корней (в мм)	0—10 см	10—20 см	20—50 см	50—100 см	100—150 см	150—200 см	200—350 см	0—350 см
--------------------------	---------	----------	----------	-----------	------------	------------	------------	----------

Почва двухъярусная дерново-степная песчаная

	Эоловый нанос				Погребенная почва				
	0—1	1—3	3—10	>10	A+B	BC	C		
0—1	10.8	17.0	38.6	12.4	14.1	12.0	6.5	83.6	
1—3	1.4	95.6	210.5	110.3	42.8	10.8	13.5	387.9	
3—10	10.6	128.6	155.7	19.4	9.9	5.9	1.1	192.0	
>10	—	60.0	72.1	—	—	—	—	72.1	
Всего	22.8	301.2	476.9	142.1	66.8	28.7	21.1	735.6	
Процент от общего количества	3.0	41.0	64.8	19.4	8.9	3.9	3.0	100.0	

Почва глубокогогумусированная дерново-степная легкосупесчаная

	Горизонт A								
	0—1	1—3	3—10	>10	В ₁	В ₁ +В ₂	В ₂ +С	С	
0—1	—	11.5	28.2	20.8	7.7	18.0	3.4	78.1	
1—3	7.1	19.0	81.4	13.0	15.9	5.5	4.0	119.8	
3—10	21.4	68.0	218.3	40.0	19.0	22.1	—	299.4	
>10	—	92.2	149.7	—	—	—	—	149.7	
Всего	40.0	179.2	477.6	73.8	42.6	45.6	7.4	647.0	
Процент от общего количества	6.2	27.7	74.1	11.4	6.6	6.9	1.0	100.0	

Под культурами того же 20-летнего возраста, но на связнопесчаных почвах, погребенных наносом эолового песка (80 см), до 93% корней сосредоточено в эоловом наносе и отчасти в погребенной почве (в слое 80—100 см). Однако и здесь в слое 10—50 см содержится 62% корней. Слой 0—10 см, наиболее перегреваемый и высыхающий, обеднен корнями.

В безгумусные слежавшиеся пески даже к 40—50-летнему возрасту жизни дерева корни сосны не углубляются более чем на 4—4.5 м и количество корней в гор. С незначительно. Так, под 20-летними культурами сосны, созданными на глубокогогумусированных супесчаных и связнопесчаных почвах, в светлом песке гор. С содержится только 2—4.6% корней, из них много мертвых и полуживых. Но в пески полиминеральные и карбонатные (хотя бы с глубины 2—4 м, например в Бузулукском бору, или на степном левобережье Волги) корни сосны уже в 30—40 лет углубляются в гор. С на 5—6 м.

Чем хуже условия произрастания, тем больше корней развивает сосна на единицу транспирационной массы. Так, в бору Аман-Карагай на сухих степных (темнокаштановых) связнопесчаных почвах, малоприспособленных для роста леса, отношение общего объема хвои к корням у 16-летней самосеивной сосны составляло 1.3, а на влажных луговокаштановых связнопесчаных почвах — 2.1. Аналогичная зависимость наблюдается и в отношении общей надземной массы к корням (Гаель и Воронков, 1963).

Таким образом, в худших местообитаниях сосна в погоне за влагой и питательными веществами вынуждена увеличивать свою корневую систему, используя для этого значительную часть пластических веществ в ущерб развитию ассимиляционных органов, которые и являются поставщиками этих веществ. Создающееся противоречие сосна, по-видимому, часто не может разрешить, в результате чего наблюдается прозябание, а затем и гибель самосева сосны на степных почвах под злаковой растительностью и в других трудных условиях.

Встречающиеся в песках мощные суглинистые прослои оказывают значительное сопротивление росту корней. Проникающие в суглинок корни, как правило, деформированы, имеют штопорообразную форму и часто срываются, что, по-видимому, объясняется механическим давлением со стороны суглинка. Однако у хорошо растущих взрослых сосен корни все же проникают в прослой суглинка (рис. 5). На Дону корни 20-летних культур почти не входили в суглинок, залегающий на глубине 2 м; они стлались над ним, используя скапливающуюся здесь весной слабую верховодку (рис. 6). При близком залегании суглинка (выше 1—1.5 м) роль его может быть отрицательной, если гумусированная почва над ним иссушается древостоем до неусвояемых запасов влаги. Молодняки сосны часто оказывались здесь в состоянии резкого водного голодания. Но тонкие суглинистые прослойки в песках, а также ортзанцы, если они промачиваются весной, легко проникаемы для корней сосны и играют положительную роль в их проникновении на большую глубину.

Соприженным изучением корневых систем и водного режима почв на Дону установлено, что весной и в начале лета до 70% расходуемой на транспирацию влаги сосна потребляет из гумусовых горизонтов степных почв (A+B). Под густыми молодняками, начиная со второй половины июля, эти горизонты иссушаются тем глубже, чем они мощнее, так как именно на более мощных связнопесчаных и легкосупесчаных почвах молодняки растут наиболее буйно. Поддерживать свою жизнедеятельность во вторую половину лета сосна может только за счет влаги, доставляемой отдельными вертикальными корнями из светлого песка материнской породы (гор. С), но удовлетворить потребность сосны в воде эти корни могут только на 30—35% (Воронков, 1963). Дело в том, что стержневой и якор-

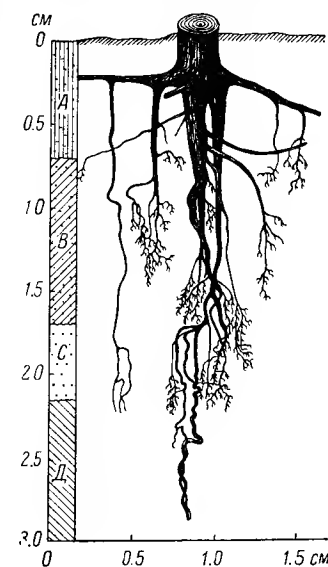


Рис. 5. Корневая система 50-летней сосны на лугово-степной черноземовидной связнопесчаной почве, подстилаемой с 210 см суглинком. (Рис. Н. А. Воронкова, 1961 г.).

ные корни, достигнув безгумусного песка гор. С, распадаются на ряд более тонких проводящих корней; последние, хотя и проникают вглубь на 3—3.5 м (рис. 7), но радиус их ответвлений и сплетений незначителен (рис. 6), основная же масса подстилающего светлого песка оказывается совершенно лишенной корней.

Трудность проникновения корней растений в безгумусные пески уже давно отмечалась исследователями и объяснялась по-разному: недостатком питательных веществ, неблагоприятным водным, воздушным, солевым режимом, механическим сопротивлением, оказываемым корням плотно слежавшимся песком или, наконец, всеми этими факторами, вместе взятыми (Головянко, 1949; Ахромейко, 1950; Погребняк, 1955; Wiersum, 1957; Hilding a. Berg, 1960). Известно, что корни деревьев на безгумусных песках часто не выходят за пределы посадочных ям и траншей и что поверхностные корни сосен, посаженных в котловинах, проявляют своеобразный «отрицательный геотропизм» (Гаель, 1952): они не идут в глубь песка, а поднимаются на соседние высокие (5—7 м) полузаросшие бугры, иногда даже переваливают через их вершину.

По-видимому, меньше всего препятствует росту корней бедность светлых песков питательными веществами. По крайней мере внесение удобрений не усилило роста корней в глубь слежавшихся безгумусных песков (Schuurman a. Goldewagen, 1956). Более важную роль играет незначительный размер пор и жесткость поровой структуры, не позволяющая растущим окончаниям корней сдвинуть в сторону отдельные песчинки в слежавшихся песках. Это показывает, что в физическом отношении пески оказываются вовсе не самым «рыхлым», легко проникаемым для корней субстратом, а, напротив, весьма «плотной», лишенной упругости породой. Известно, что в песках отсутствует агрегатная структура, свойственная, например, глинистым черноземам; в них также нет трещин, ходов землероев, червей и насекомых, столь обильных в почвах тяжелых, структурных. В тяжелых, но упругих почвах растущие корни могут легко сдвигать в стороны структурные отдельные части, особенно во влажном их состоянии.

Можно указать на следующие критические и оптимальные значения физических свойств песков для проникновения в них корней:

	Критические	Оптимальные
Порозность обл. (%)	38—42	46—50
Объемный вес (г/см ³)	1.6—1.8	1.4—1.5
Плотность (твердость) (кг/см ²)	40—55	до 25

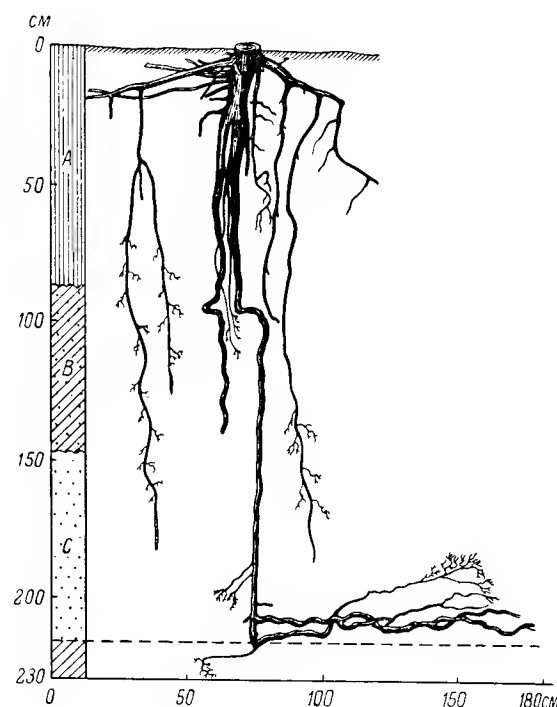


Рис. 6. Корневая система 20-летней сосны на мощной дерновостепной легкосупесчаной почве, подстилаемой суглинком в Арчадинском лесхозе.

Прерывистая черта — маломощная верховодка. (Рис. Н. А. Воронкова, 1961).

Прибавление к песку глинистых частиц и гумуса улучшает физические свойства и снижает механическое сопротивление для роста корней, так как в гумусированных глинистых песках появляются ходы насекомых, кротовины, ходы прежних корней и т. п. Поэтому горизонты А+В, а также и золотый нанос песка, содержащий некоторое количество оста-

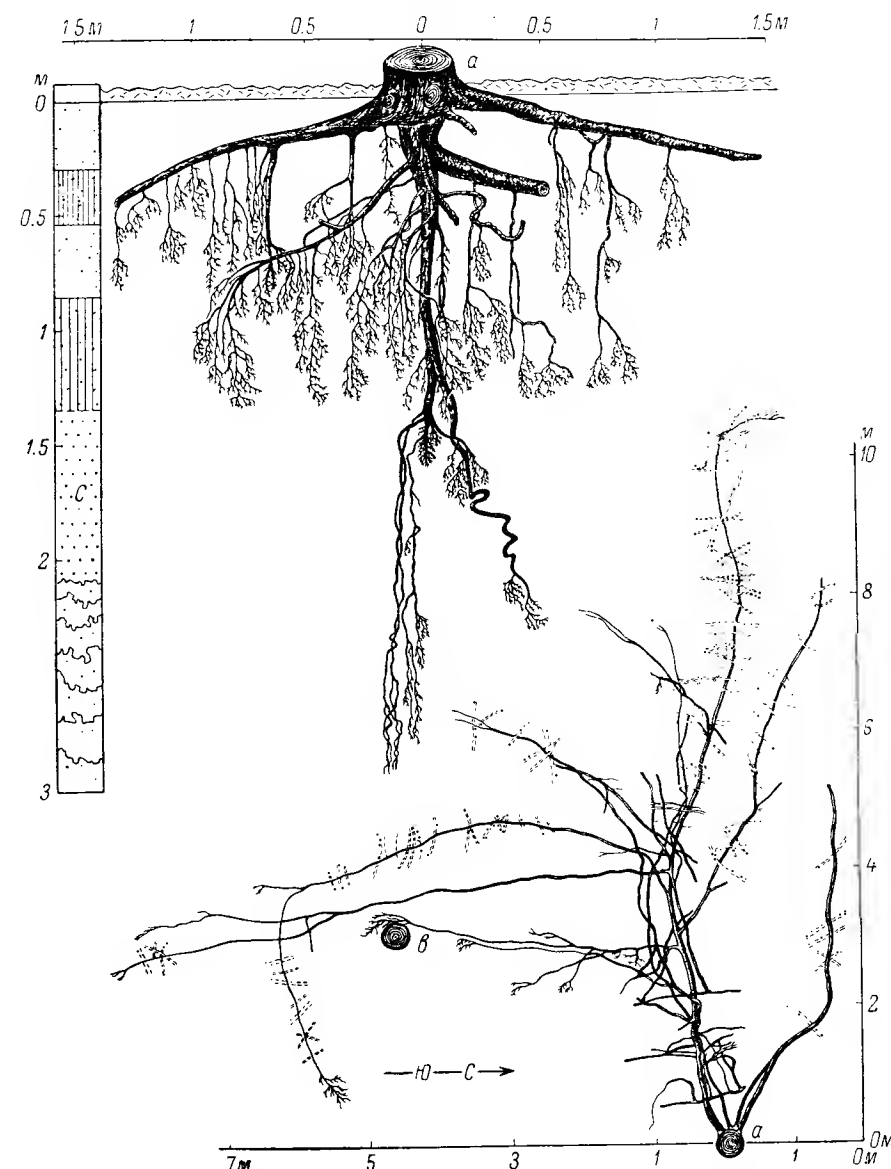


Рис. 7. Корневая система 50-летней сосны на дерновостепной песчаной погребенной почве в Арчадинском лесхозе.

Внизу справа — план части горизонтальных корней (пунктир — корни соседних деревьев). (Рис. К. М. Богдановой и Н. А. Воронкова, 1960 г.).

точного гумуса, пронизываются корнями семянцев насквозь уже в первые два-три года жизни: на глубину 170—180 см в глубокогумусированных почвах (гор. А+В до 120—130 см) и на глубину 70—80 см в среднегумусированных степных почвах (А+В до 50—60 см) (рис. 8). Но при вхождении в подстилающий слежавшийся песок (гор. С) рост корней вглубь резко замедляется, годовой их прирост не превышает 7—8 см и корни принимают форму густых сплетений (рис. 9).

Образование таких сплетений представляется нам следующим образом. Корни используют любую возможность для проникновения вглубь — ходы прежних корней и землероев, линзы более рыхлого песка и т. п. Как только какому-то корню удастся проникнуть в безгумусный слежавшийся песок, вдоль него направляются и другие корни, что и приводит к образованию жгута сплетений с большим количеством всасывающих окончаний. Последние интенсивно потребляют влагу из прилегающей

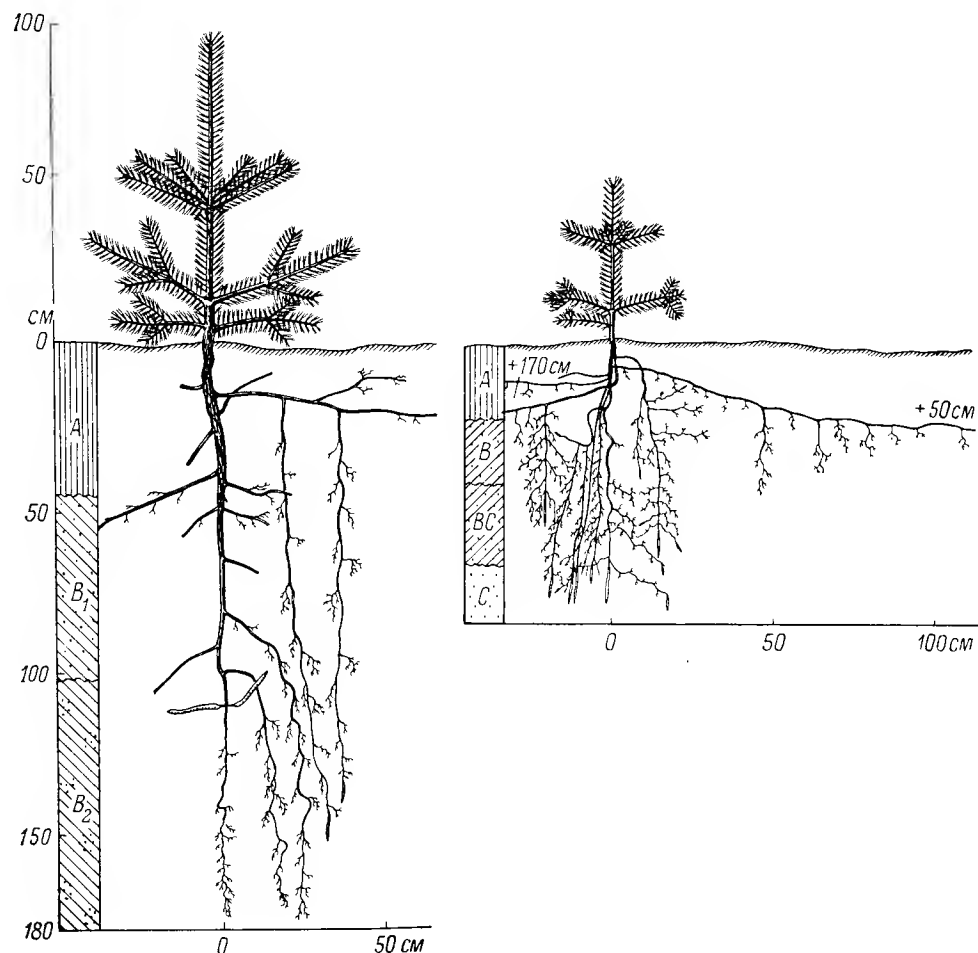


Рис. 8. Корневая система саженцев из 3-летних культур на связнопесчаных (справа) и легкосупесчаных (слева) почвах в Арчадинском лесхозе. (Зарисовано Н. А. Воронковым, 1960 г.).

толщи песка и быстро иссушают ее, подток же со стороны к иссушенному песку пленочной влаги ничтожен. Весною талые воды нередко обходят сплетения корней, заключенные в чехлы из сухого песка, приобретшего гидрофобные свойства, что может привести к их отмиранию.

Локальное распространение корней в подстилающих безгумусных песках приводит к тому, что основные запасы влаги в них не используются сосной. Таким образом, чтобы составить правильное представление о влагообеспеченности сосны на песках, мало знать среднюю влажность песков и глубину проникновения отдельных корней; нужно знать еще степень и характер загруженности корнями почвенного профиля.

В мелкогумусированных песчаных почвах саженцы сосны укореняются медленно и неглубоко и это является одной из причин низкой приживаемости и усыхания 1—2-летних культур, так как почти вся корневая си-

стема оказывается в пределах слоя возможного наибольшего иссушения песка.

В засушливом 1963 г. на маломощных (частично развеянных и погребенных) связнопесчаных почвах Арчадино-Донского песчаного массива усыхали даже 4—5-летние культуры, особенно на южных склонах и вершинах бугров. Глубина полного (до горизонта С) иссушения почвы в августе достигла 80—90 см. В первую очередь усохли деревца с сильно деформированной при посадке корневой системой, вследствие чего последняя развивалась в поверхностных горизонтах почвы. Сохранились живыми в 1963 г. только те сосны, корни которых проникли в непересыхающие горизонты почвы глубже 80—90 см (рис. 10). Любопытно, что многие лучше выглядевшие экземпляры, имевшие более мощную, но в основном поверхностную корневую систему, оказались менее устойчивыми, по сравнению со средними и даже внешне плохо выглядевшими особями. Очевидно, что потребность во влаге более мощно развитых саженков была наиболее высокой. Из вышесказанного следует, что высокая приживаемость культур в первый год после посадки еще не гарантирует сохранения их на легких степных почвах в течение последующих 4—5 лет, если за этот период хотя бы один год будет резко засушливым.

На приживаемость и сохранность корней сосны влияет также деформация корней при посадке. Вопрос этот неоднократно обсуждался в литературе. В. В. Гуман (1913) и П. И. Чудников (1928) даже считали деформацию корней одной из основных причин усыхания молодых культур на песках. А. П. Тольский (1907) не придавал деформации корней существенного значения и это, по-видимому, было правильно для культур сосны в северных районах степной зоны и в лесостепи (Бузулукский бор).

В сухой же степи на бедных мелкогумусированных песчаных почвах, сформированных на мономинеральных кварцевых песках, отрицательное влияние деформации корней совершенно несомненно. На таких песках в подзоне сухой степи необходима особая тщательность лесокультурных работ, исключающая деформацию корней. Нужно здесь и безотвальное глубокое (60—80 см) рыхление песка по нижнеднепровскому методу. Глубокое рыхление позволяет корням саженцев сосны уже в первый год после посадки освоить всю толщу взрыхленного слоя. На глубокогумусированных же связнопесчаных и супесчаных почвах, даже если они возникли на бескарбонатных кварцевых песках, глубокое рыхление не является необходимым, так как весь мощный гумусовый горизонт почвы (до 120 см и более) вполне пронизуем для корней саженцев древесных пород. Основное внимание здесь должно быть сосредоточено на сбережении влаги от потерь, наносимых буйно растущими сорняками путем последующего тщательного ухода за почвой, а с 6—7-летнего возраста и путем уходов за древостоем (рубки ухода).

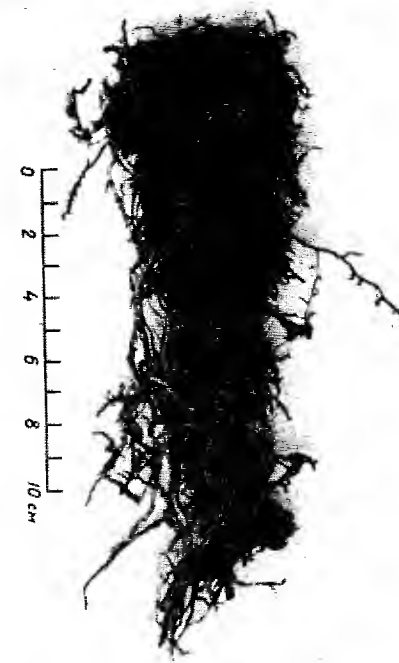


Рис. 9. Сплетение корней сосны в слежавшемся мономинеральном кварцевом песке. (Фотогр. Н. А. Воронкова).

Именно в первые годы после смыкания начинает резко сказываться противоречие между высокими потребностями молодняков во влаге и незначительным наличием ее в почве. Напомним, что в 8—10-летнем возрасте культуры сосны на глубокогогумусированных связнопесчаных и супесчаных степных почвах имеют наибольшее количество хвои — до 20—

25 т (и более) сырой массы на 1 га (Воронков, 1963).

На мелкогумусированных песчаных почвах рост культур более умеренный и количество хвои в этом же возрасте не превышает 12—15 т/га. Слабее растут на этих почвах и сорняки. Здесь главная задача — способствовать с самого начала глубокому укоренению культур способом глубокой обработки почвы.

Выводы

1. Корневая система сосны обыкновенной на песках Юго-Востока отличается высокой пластичностью. Размеры, форма и характер ее распространения зависят от почвенно-грунтовых условий.

2. Архитектоника горизонтальных корней определяется в основном влажностью и гумусностью степных песчаных почв, а вертикальных корней — мощностью гумусовых горизонтов,

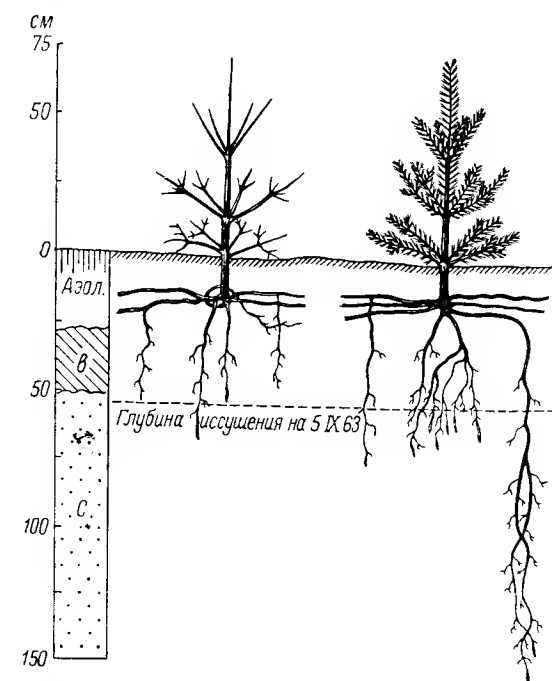


Рис. 10. Надземная часть и корневая система живого (слева) и усохшего в сухом 1963 г. (справа) экземпляров сосны в 4-летних культурах на связнопесчаных неполнопрофильных погребенных почвах в Арчадинском лесхозе. (Рис. Н. А. Воронкова, 1963 г.).

физико-механическими свойствами подстилающих пород и глубиной залегания грунтовых вод (с капиллярной каймой над ними).

3. Горизонтальные корни сосны сосредоточены в пределах гумусовых (А+В) горизонтов. Верхний (10 см), постоянно иссушаемый и перегреваемый слой степных маломощных песчаных почв содержит мало корней. В мощных (глубокогогумусированных) супесчаных и связнопесчаных почвах часто отмечается два яруса горизонтальных корней. Длина горизонтальных корней на бедных сухих песках и на маломощных песчаных почвах достигает 18—20 м, а на более богатых связнопесчаных и супесчаных почвах не превышает 10—12 м.

4. Масса корней у сосны зависит от условий увлажнения и богатства почв: чем беднее и суше почва, тем больше корней на единицу объема почвы и на единицу транспирационной массы развивает сосна. Эта закономерность отражает одно из противоречий существования сосны на бедных сухих почвах в сухой степи.

5. Грунтовые воды при глубине их залегания до 2—2.5 м доступны корням сосны на гумусированных песках уже с 3—5-летнего возраста культур. В период весеннего инфильтрационного водоподъема грунтовых вод часть корней оказывается ниже их зеркала, а в конце лета, при десуктивном снижении грунтовых вод, корни потребляют влагу из капиллярной каймы.

6. Грунтовые воды, залегающие глубже 5—6 м, даже к 40—50-летнему возрасту дерева недоступны для его корней на сухих бедных песчаных

почвах, сформированных на кварцевых плотно слежавшихся песках, лишенных прослоек суглинка или ортзандов: лишь у немногих деревьев единичные корни проникают на глубину 3—5 м по менее плотным линзам песка, но и здесь они недолговечны (у них обильные мертвые окончания). В почвах же, хотя и песчаных, но сформированных на полиминеральных умеренно карбонатных слабо глинистых песках, корни сосны (и других древесных пород) уже к 30—40 годам проникают на глубину 5—6 м и более.

7. Черноземовидные супесчаные почвы трудно проницаемы для корней сосны лишь в сильно уплотненном иллювиальном горизонте. В солонях и в луговых солонцах Казахстана корни сосны сильно деформируются и распространяются только по некоторым трещинам между столбовидными отдельностями. На Дону суглинок, подстилающий с глубины 2—2.5 м легкосупесчаные и связнопесчаные степные почвы, также довольно трудно проницаем для корней сосны; они стелются по его поверхности и лишь в отдельных случаях проникают в глубь его на 0.5 м.

8. В глубокогогумусированных связнопесчаных и легкосупесчаных почвах, сформированных на глинистых песках, корни уже 2—3-летних сосенок проникают вглубь до 170—200 см. В мелкогумусированных песчаных почвах, сформированных на кварцевых песках, корни саженцев сосны в первые 2—3 года жизни на лесокультурной площади обычно не идут глубже 50—70 см. Мелкое укоренение сосны на песчаных почвах является одной из причин гибели 1—4-летних культур в засушливые годы, когда возможно пересыхание почвы на всю глубину укоренения.

9. Для повышения приживаемости и устойчивости молодых культур сосны на маломощных низковлагодельных песчаных и связнопесчаных почвах, подстилаемых большой толщей слежавшихся кварцевых песков, важное значение будут иметь меры, способствующие более глубокому укоренению культур в первые годы после посадки, в частности глубокая (70—80 см) отвальная и безотвальная вспашка, применение только первого сорта посадочного материала и тщательная его посадка, исключая деформацию корней.

ЛИТЕРАТУРА

- А х р о м е й к о А. И. (1950). Физиологическое обоснование разведения сосны в степях. Бузулукский бор, III. — Воронков Н. А. (1963). Водный режим и формирование молодняков сосны на песках Среднего Дона. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, 3. — Воронков Н. А. (1963). Пульсация грунтовых вод и расход влаги из них в Арчадинско-Донских песках. Вестн. МГУ, сер. Биология, почвоведение, 2. — Га е л ь А. Г., Н. А. Воронков. (1963). О взаимоотношениях древесной и травянистой растительности в островных борах Казахстана. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 2. — Г о л о в я н к о З. С. (1949). Причины усыхания сосновых насаждений. — Г у м а н В. В. (1913). Причины гибели сосновых культур в Арчадинской даче Донской области. Тр. по лесн. оп. делу в России, 50. — З н а м е н с к и й А. И. (1938). Растительный покров и колебания грунтовых вод. Лесное хозяйство, 9. — К у л и к Н. Ф. (1959). Режим грунтовых вод в Терско-Кумских песках в связи с их облесением. Облесение и сельскохозяйственное освоение песчаных земель юго-востока. Тр. Всесоюзн. н.-и. инст. агролесомелиорации. — О л о в я н н и к о в а И. Н. (1962). К вопросу об экологии растений ленточных боров Прииртышья. Сообщ. лабор. лесовед. АН СССР, 6. — О р л о в А. Я. (1962). Рост и отмирание корней при затоплении грунтовыми водами. Сообщ. лабор. лесовед. АН СССР, 6. — П о г р е б н я к П. С. (1955). Основы лесной типологии. — Т о л ь с к и й А. П. (1907). Материалы по изучению строения и жизнедеятельности корней сосны. Тр. по лесн. оп. делу в России, 3. — Ч у д н и к о в П. И. (1925). Кризис лесных культур на дюнных песках сухого бора. Тр. по лесн. оп. делу Талицкого лесного техникума [за 1925 г.]. — H i l d i n g A. P. a. C. v a n d e n B e r g. (1960). The relation between pore volume and the formation of root systems in soils with sandy layers. Transactions of 7th Intern. Congr. of Soils Sci., Madison, USA, I. — S c h u r m a n I. I. a. M. A. G o l d e w a g e n. (1956). Growth and root development of spring wheat. Rapport. VI Congr. Int. de la Sci. du Sol. Paris. — W i e r s u m L. K. (1957). The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. Plant a. soil, IX, 1.

Всесоюзный научно-исследовательский институт агролесомелиорации, г. Пушкино, Московской области.

By A. G. Gael and N. A. Voronkov

SUMMARY

The authors have shown the dependence of the size, the form and the character of the distribution of pine roots on the local soil conditions. The accessibility of the ground waters for the roots under the conditions of different soils is analysed and the measures contributing to better rooting of pine are proposed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ

О. В. Иванов

«ГРАВИТРОН» — АВТОМАТИЧЕСКАЯ ЛАБОРАТОРНАЯ УСТАНОВКА
ДЛЯ ДЛИТЕЛЬНОЙ НЕПРЕРЫВНОЙ РЕГИСТРАЦИИ ИЗМЕНЕНИЙ
БИОМАССЫ РАСТЕНИЯ С ОДНОВРЕМЕННЫМ УЧЕТОМ КОЛИЧЕСТВА ВОДЫ,
ПОСТУПАЮЩЕЙ В КОРНЕВУЮ СИСТЕМУ¹

С 4 рисунками

Скорость изменения биомассы растения связана с активностью фотосинтеза, процессов водного обмена, деления клеток и др. В свою очередь ход названных процессов определяется условиями внешней среды, а также генотипом и возрастом растения. Поэтому, изучая, как меняется масса растений в связи с различными воздействиями среды (свет, минеральное питание, температура и пр.), можно подойти к рекомендациям наиболее эффективных (по накоплению биомассы) способов культивирования этих растений в искусственных условиях. Имея средства непрерывной регистрации текущих значений биомассы, можно создать систему программированного управления ее изменениями.

Мы учитываем, что большая биомасса растения не всегда определяет высокий урожай. Но между урожаем и характером нарастания биомассы по фазам онтогенеза должна существовать связь. Познание этой связи наряду с другими физиологическими исследованиями может привести к раскрытию потенциальных возможностей урожайности растений.

Суточные приросты биомассы растений характеризуют скорость роста, которая служит важным биологическим показателем. Под ростом в биологии подразумевают необратимые процессы увеличения размеров организма, свойственные нормальному онтогенетическому развитию. Правильнее учитывать рост в единицах массы или объема, но обычно пользуются более доступными методами линейных измерений растений и определяют вытягивание их в длину, увеличение толщины стволов, увеличение размеров листьев и репродуктивных органов. В соответствии с используемыми методами учета прироста растений, исследователи вкладывают в понятие роста различный смысл. Мы будем называть ростом монотонное (без учета внутрисуточной структуры) увеличение биомассы растений, регистрируемое путем ее периодического замера в одно и то же время суток. Слагается рост из внутрисуточных положительных и отрицательных вариаций биомассы. Эти вариации в значительной мере определяются ритмическими изменениями водного баланса растений. Поэтому при регистрации биомассы важно измерять всасывание растением воды (или транспирацию).

Выше указывалось, что непрерывный учет вариаций биомассы позволит улучшить условия выращивания растений; кроме того, такой учет (вместе с регистрацией водного обмена) может явиться полезным диагностическим средством сопоставления растений различных экологических или сортовых групп.

Чтобы получить сведения об изменении с течением времени массы живых растений, можно использовать различные весовые методы (рис. 1). Эти методы, кроме «статистического», описаны не были. Названия им дали мы. Рассмотрим особенности весовых методов.

В основе статистического метода лежит использование среднеарифметических суточных значений биомассы. По этим значениям строят график роста. Метод можно применять в полевых и лабораторных условиях, но он обладает существенными недостатками: необходимостью иметь в опыте большое число растений, невозможностью наблюдения внутрисуточных вариаций биомассы, трудоемкостью, отсутствием оперативности.

Для изучения как закономерностей роста, так и особенностей внутрисуточного хода биомассы требуются методы, при использовании которых способ выращивания

¹ Под биомассой мы понимаем массу живого целого (корни и надкорневая часть) растения.

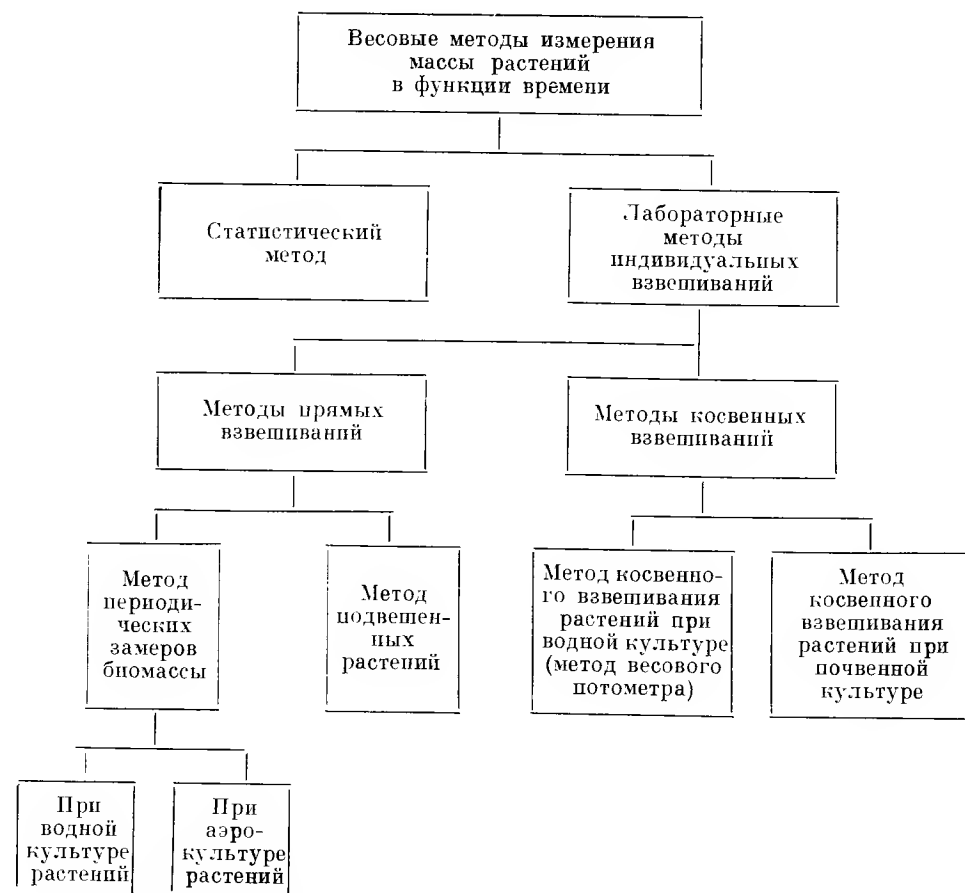


Рис. 1. Весовые методы измерения массы растений в функции времени.

растений не вызывает угнетения объекта и которые позволяют вести исследования с отдельными растениями от начала до конца их периода развития. Этим условиям отвечают лабораторные методы индивидуальных взвешиваний, они (рис. 1) позволяют изучать особенности накопления растительной массы у отдельных растений. Если подопытное растение находилось в управляемых условиях внешней среды, то результаты индивидуальных наблюдений изменения биомассы во времени можно распространить на видовую или сортовую растительную группу.

Метод периодических замеров биомассы основан на периодическом взвешивании одного растения. Для изучения нарастания биомассы при этом используется такая среда корнеобитания, которая позволяет периодически переносить растение (без вегетационного сосуда) на весы, не вызывая его гибели (водная культура, аэропоника). Главный недостаток метода периодических замеров состоит в том, что он не позволяет улавливать малые (происходящие в течение нескольких минут) вариации биомассы из-за потерь воды на транспирацию во время измерения биомассы и непостоянства количества воды, удерживаемой на поверхности корней. Эти причины сказываются на точности учета изменений биомассы (между моментами взвешивания) тем сильнее, чем больше частота взвешиваний. Кроме того, нужно принять во внимание, что извлечение корневой системы из вегетационного сосуда, даже кратковременное, способно изменить установившийся ход физиологических процессов.

При извлечении растения из сосуда нарушается водоснабжение корней. Бесперебойного водоснабжения корневой системы позволяет достичь метод подвешенных растений. Сущность этого метода состоит в следующем. Растение подвешивают (закрепляют) в штативе, а штатив ставят на чашу весов. Корни при этом опускают в стакан с питательным раствором, установленный на плите весов. Внешне этот метод прост. Но он имеет существенный недостаток, связанный с тем, что выталкивающая сила, действующая на растение, оказывается равной весу корней, поэтому при взвешивании целого растения можно учесть только массу непогруженной в раствор части.¹

Другим недостатком этого метода является возможность изменения глубины погружения растения в питательный раствор, от чего появляются вариации выталкивающей силы и погрешности в регистрации массы надкорневой части. Поэтому рассмотренный прием может дать наилучшие результаты при стабилизации уровня раствора

¹ При допущении, что плотности корней и питательного раствора равны.

в вегетационном сосуде и при использовании весов с неподвижной чашей. При взвешивании растений таким способом требуется устранить возможность касания корнями стенок вегетационного сосуда.

Методы прямых взвешиваний растений в функции времени позволяют либо проследить ход роста от суток к суткам без учета внутрисуточных вариаций биомассы (методы периодических замеров), либо дают возможность учесть внутрисуточную структуру изменений массы корней. Недостатком методов прямых взвешиваний является и то, что при их использовании с большим трудом решается вопрос учета количества воды, поступающей в растение, а регистрация ее при изучении вариаций биомассы является крайне желательной. Достаточно просто регистрировать количественное поступление воды в растения, пользуясь для учета биомассы методами косвенных взвешиваний.

При использовании методов косвенных взвешиваний значение биомассы определяется из суммарной массы растения и сосуда, в котором оно растет. Для определения биомассы растения и приращений биомассы методом косвенного взвешивания нужно поддерживать постоянство массы корнеобитаемой среды с точностью, обеспечивающей достоверность результатов измерений. Особенно жесткие требования к постоянству массы корнеобитаемой среды должны быть предъявлены при исследованиях, ставящих целью изучение характера внутрисуточных вариаций массы растения. Количественное требование к этому постоянству можно получить, исходя из ожидаемого изменения массы растения за определенный промежуток времени и допустимой относительной погрешности определения ее изменений. К примеру, если предполагаемое изменение массы растения за период наблюдения будет равно 100 мг и допускается точность определения этого изменения $\pm 5\%$, то вариация массы корнеобитаемой среды за тот же период не должна превысить ± 5 мг.

В приведенном примере мы не учли погрешности весоизмерительного устройства. Во всех случаях конкретных измерений биомассы (и ее вариаций) погрешность весов следует учитывать и сводить к минимуму.

Изменение массы корнеобитаемой среды связано с поглощением воды корневой системой (и с потерями на испарение из сосуда). Поэтому, ставя своей целью регистрацию массы растения во времени методом косвенного взвешивания, для поддержания постоянства массы корнеобитаемой среды в сосуд нужно непрерывно добавлять питательный раствор (или воду) в таком количестве, которое поглощается корнями и испаряется. Таким образом, для регистрации вариаций биомассы, помимо весов, требуется устройство, компенсирующее изменение массы корнеобитаемой среды. При снабжении такого устройства микрорасходом воды оно будет (если учесть, что потери влаги на испарение из сосуда невелики) измерять поглощение воды корневой системой. Зная вариации массы растения и имея данные о поступлении воды в корневую систему, можно вычислить транспирацию. При выращивании растения в сосуде корнеобитаемой средой могут служить как вода, так и почва. Приборы, служащие для определения изменений массы растения при водной культуре, называют весовыми потометрами. Помимо общих недостатков потометров для учета всасывания корнями воды, которые мы отметили ранее (Иванов, 1963а), весовые потометры имеют и свои специфические отрицательные свойства: они не позволяют учитывать изменений массы корней. Причина этого связана с тем, что компенсатор, например капальный (Иванов, 1960, 1962а), стабилизирующий массу корнеобитаемой среды, можно устроить лишь таким образом, что система управления им будет реагировать только на изменение суммарного объема раствора и корней. Компенсатор, который реагировал бы исключительно на изменение объема питательного раствора в склянке потометра, нам представляется неосуществимым. Если сделать допущение о равенстве плотностей питательного раствора и корней, станет понятным, что при поддержании в склянке потометра постоянства суммарного объема корней и раствора можно будет учесть только вариации массы надкорневой части подопытного растения.

По указанным причинам мы считаем метод весового потометра для регистрации биомассы неперспективным.

Недостатки рассмотренных ранее лабораторных методов индивидуальных взвешиваний связаны в основном с водной средой обитания подопытных растений. Водная среда корнеобитания, кроме того, является неестественной для большинства культурных растений. Поэтому мы поставили задачу разработать такой метод, при котором корневая система находилась бы в условиях, близких к почвенным. В техническом аспекте эта задача распалась на два конкретных вопроса, первым из которых был вопрос о поддержании постоянства массы воды в вегетационном сосуде (и регистрации количества воды, поглощаемой корневой системой растения), а вторым — вопрос о разработке весов для учета биомассы. Самостоятельной задачей, следовавшей из основной, было исследование условий эксплуатации измерительной аппаратуры, при которых можно было бы учитывать биомассу.

Первые два вопроса поставленной задачи частично были решены ранее в виде самостоятельных разработок: террапотомера (Иванов, 1962б, 1963а) и лабораторных широкодиапазонных пишущих весов (Иванов, 1963б).

Созданная нами установка гравитрон для непрерывного учета вариаций биомассы и регистрации количества воды, поступающей в корневую систему, представляет собой сочетание упомянутых приборов в усовершенствованном виде. Принципиальная схема измерительной части гравитрона показана на рис. 2. Установка состоит из регистрирующих весов ТВ-1 и террапотометра. В состав последнего входит вегетационный сосуд СО и микрорасходомер весового типа (электронные весы ТВ-2).

В отличие от ранее описанного устройства (Иванов, 1963б), электронные весы ТВ-1 обладают свойством самонастройки при включении в сеть или после толковых помех. Кроме того, они имеют не один, а два диапазона точной регистрации массы (250—0—250 мг и 2.5—0—2.5 г), а запись изменений массы в них осуществлена с по-

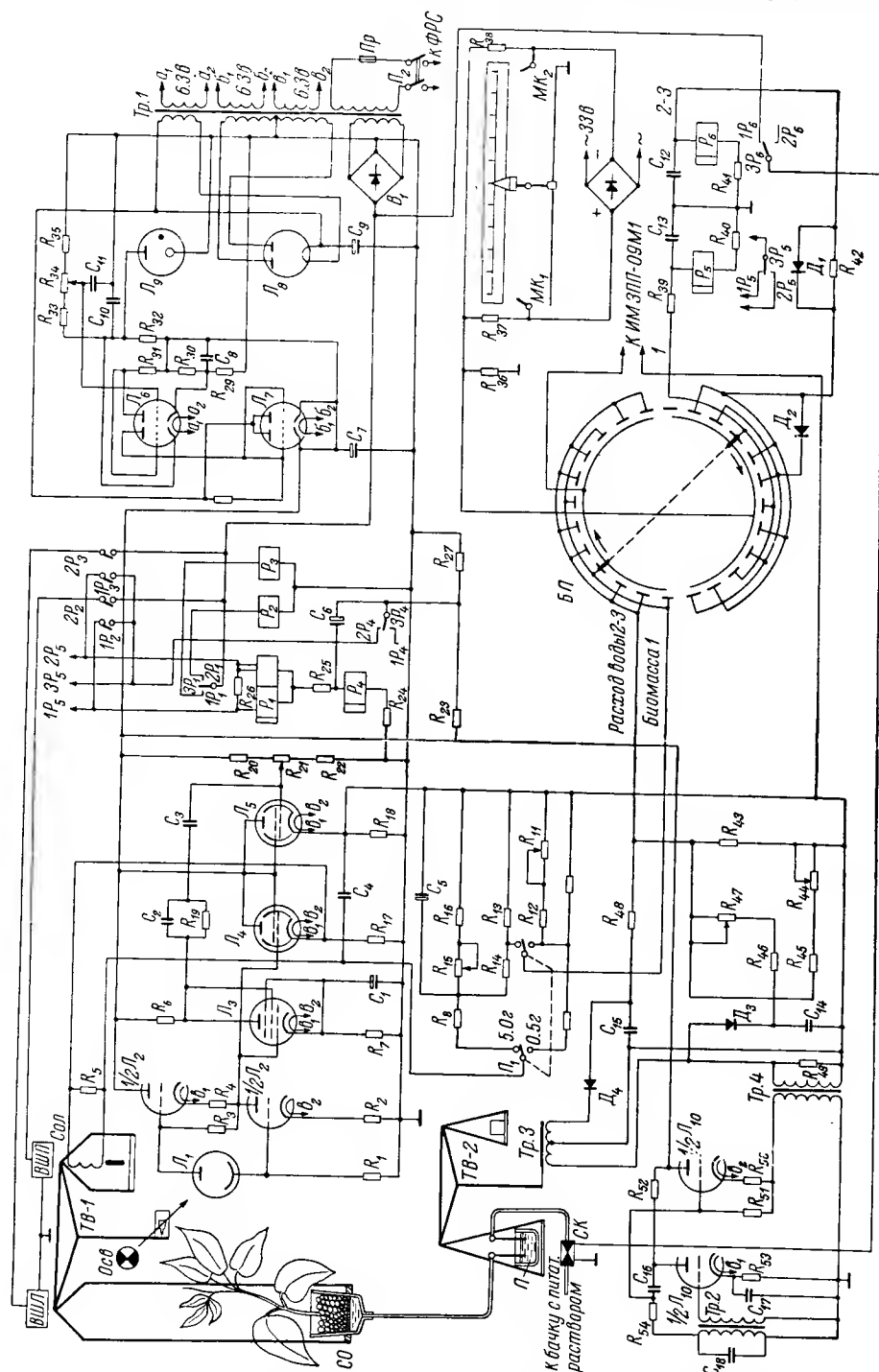


Рис. 2. Принципиальная схема измерительной части гравитрона.

мощью совершенного пишущего прибора ЭПП-09М1 (с прямоугольной системой координат). Трансформаторный датчик Тр. 3 микрорасходомера в гравитроне питается от генератора высокой частоты (18—20 кгц) на электронной лампе Л10.

С целью уточнения условий эксплуатации гравитрона мы провели его исследование методом баланса масс. Выполненный нами анализ уравнения баланса масс позволил конкретизировать требования к водно-физическим свойствам почвенных субстратов для применения метода, к постоянству сосущей силы пористой пластины веге-

тационного сосуда и к внешним условиям взвешивания растения. Анализ уравнения баланса масс громоздок, и ход его мы здесь не рассматриваем. Приведем лишь основные выводы. Эти выводы относятся к случаю, когда вегетационным сосудом служит фильтрующая воронка нового образца с пористой пластиной диаметром 40 мм.

1) Для засыпки вегетационного сосуда требуется использовать почвенный субстрат с малой статической влагоемкостью.

2) В субстрате должен быстро затухать переходный процесс увлажнения.

3) Субстратом, пригодным для осуществления метода, является антрацит фракции 2—3 мм при условии предварительного увлажнения его сверху на половину высоты засыпки, когда сосущая сила пластины равна —50 мм водного столба (растения вырастают на антраците нормальными); естественные почвы (подзол, чернозем, серозем), а также различные искусственные насыпные субстраты (гравий, шалот, перлит, керамзит и др.) не пригодны по методическим причинам.

4) Сосущая сила пористой пластины в вегетационном сосуде должна поддерживаться с точностью ± 0.5 мм водного столба (при средней величине —50 мм водного столба).

5) Электронные весы для учета вариаций биомассы требуются заключить в камеру с принудительной вентилацией, подобрав направление и скорость воздушного потока в камере так, чтобы они не влияли на работу установки.

6) В общем случае регистрации биомассы вегетационный сосуд следует термостатировать; разборный сосуд, у которого стенки сделаны из полиэтилена, а пористая пластина — из стекла, позволит работать в условиях переменных температур.

7) Предложенный метод непрерывной регистрации биомассы (суммарной массы надкорневой части растения M_3 и корней M_k) при соблюдении рассмотренных ранее рекомендаций имеет единственный источник статической погрешности — массу воды ($M_{вк}$) в капиллярах почвенного субстрата, образующихся при росте корней. Погрешность, обусловленная этим явлением, лежит в пределах от +5 до +18%; имеются пути снижения указанной погрешности до величины $\pm 2.5\%$.

Эти выводы позволили конкретизировать техническую сторону экспериментальной установки для применения метода. Создавая установку, мы руководствовались тем, что она должна обеспечить нормальные условия для произрастания растений. Поэтому специальными вегетационными опытами были уточнены те рекомендации по условиям эксплуатации аппаратуры, которые следовали из физического анализа метода.

Комплекс измерительной аппаратуры гравитрона несет чрезвычайно важную дополнительную нагрузку: стабилизирует сосущую силу пористой пластины вегетационного сосуда. Из анализа уравнения баланса масс вытекало, что сосущая сила пластины могла варьировать в пределах ± 0.5 мм водного столба. Это означает, что при работе гравитрона изменение расстояния по вертикали между пористой пластиной вегетационного сосуда и зеркалом воды в питателе П (промежуточном стаканчике микрорасходомера) не должно превышать ± 0.5 мм.

Для стабилизации сосущей силы пластины диаметр питателя выбран в соответствии с чувствительностью весов ТВ-2 так, чтобы при любом уменьшении (увеличении) уровня воды в нем происходил равный подъем (опускание) чаши весов с питателем. Весы ТВ-1 имеют условно неподвижное коромысло (перемещение чаши по вертикали в пределах ± 0.2 мм), что с учетом рассмотренной особенности микрорасходомера и обеспечивает стабилизацию сосущей силы пористой пластины в сосуде СО.

Для иллюстрации технических возможностей и особенностей гравитрона приведем обработанные результаты регистрации биомассы и водопотребления фасоли в одном из опытов.

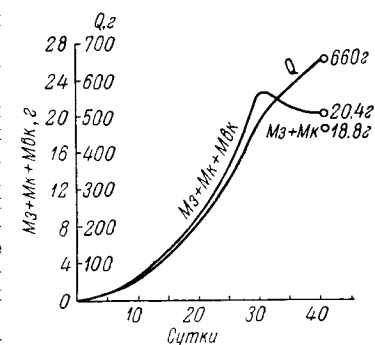


Рис. 3. Изменение биомассы (с $M_{вк}$) и водопотребления (Q) фасоли за период вегетации.

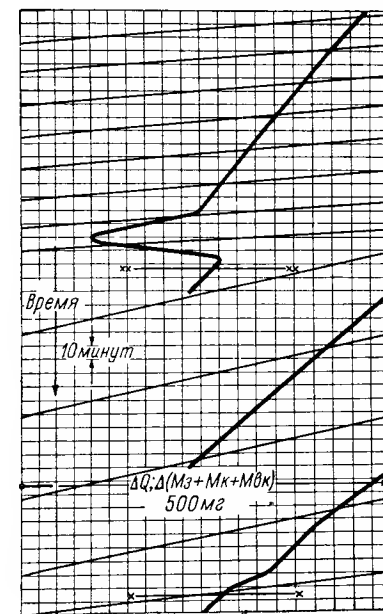


Рис. 4. Пример записи внутрисуточных изменений биомассы $\Delta(M_3+M_k+M_{вк})$ и водопотребления ΔQ фасоли (объяснения в тексте).

На рис. 3 показаны 2 графика: изменения биомассы (с *Мек*) и водопотребления (расхода питательного раствора) *Q* фасоли за период вегетации. Эти графики построены в результате обработки данных непрерывной регистрации биомассы и расхода растением воды. Отдельной точкой отмечена масса того же растения, полученная при непосредственном взвешивании после его извлечения из сосуда. График изменения биомассы имеет характерный для роста растений S-образный вид. На рис. 3 внутрисуточные вариации биомассы растения и расхода им питательного раствора не показаны. Возможности регистрации гравитроном внутрисуточных изменений физиологических процессов иллюстрирует копия с участка диаграммной ленты самописца (рис. 4). Здесь построены записи вариаций биомассы (жирная линия) и расхода растением фасоли питательного раствора (ΔQ) за несколько часов.¹ Горизонтальная черта с крестиком по краям — отметка выключения света; черта с двумя крестиками отмечает момент включения света. Источником света в гравитроне служит лампа ДРЛ-500. Увеличение биомассы в темновую фазу не является парадоксом, а служит в первом приближении показателем накопления растением воды.

Существующий вариант гравитрона позволяет регистрировать вариации биомассы и расхода воды в изотермических условиях: при поддержании постоянства температуры воздуха в камере с весами с точностью $\pm 0.5^\circ$. Между тем имеются пути создания установки, которая сможет работать в условиях переменных температур.

Несмотря на внешнюю сложность гравитрона, обслуживание его чрезвычайно просто. Весь уход за ним при работе заключается в периодическом долипании воды в кюветы-испарители, которые находятся в системе кондиционирования воздуха. Терморегулирование, а также включение и выключение света достигаются автоматически.

В заключение автор приносит глубокую благодарность руководителю лаборатории светофизиологии, в которой был создан гравитрон, чл.-корр. ВАСХНИЛ Б. С. Мошкову за постановку задачи и интерес к выполнению работы.

Автор также благодарит всех тех, кто оказывал ему помощь и поддержку.

Л и т е р а т у р а

Иванов О. В. (1960). Потометр. Авторск. свид. Союза ССР № 148590. — Иванов О. В. (1962а). Установка для одновременной регистрации поступления воды в корневую систему растения, транспирации и изменения веса зеленой массы. В Сб. трудов по агрономич. физике, 9. — Иванов О. В. (1962б). Лабораторный микро-расходомер весового типа. Авторск. свид. Союза ССР № 157513. — Иванов О. В. (1963а). Автоматический террапотометр. Бот. журн., 5. — Иванов О. В. (1963б). Лабораторные широкодиапазонные пирующие весы. В серии: Передовой научно-техн. и произв. опыт, № 31—63—333/5, ГОСИНТИ.

Агрофизический
научно-исследовательский институт,
г. Ленинград.

(Получено 22 VI 1964).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.557.63

В. А. Гаврилюк

К БИОЛОГИИ ПАРАЗИТА *BOSCHNIAKIA ROSSICA* (SHAM. ET SCHLECHT.) B. FEDTSCH.

С 3 рисунками

Изучение взаимосвязей в растительном сообществе представляет в настоящее время одну из главнейших задач экспериментальной геоботаники. Об этом свидетельствуют многочисленные литературные источники, посвященные основным задачам в развитии ботанической науки (Сукачев, 1957, 1959; Марков, 1962, и др.). Что касается северных регионов СССР, то данный вопрос приобретает здесь особое значение не только по причине малой изученности, но и в силу своеобразия условий Севера (Тихомиров, 1955, 1958, 1959, 1963).

Растения-паразиты в этом отношении представляют, как нам кажется, удобный материал для изучения. Частичный или полный паразитизм их на определенном растении-хозяине или на систематически близких видах исключает некоторые дополнительные трудности в изучении влияния внешних факторов. Изучать комплекс этих последних во взаимодействии с организмом автотрофного растения значительно сложнее.

Анализ литературы позволяет предположить, что степень приуроченности такого рода растений к определенным хозяевам определяется, по-видимому, степенью потери способности к самостоятельному питанию (Weegaralta, 1960; Heckard, 1962; Piehl, 1962; Spargue, 1962, и др.).

Стационарные наблюдения, проведенные на севере Камчатской области,¹ а также лабораторные эксперименты позволили выявить некоторые биологические особенности паразита *Boschniakia rossica*, среди них — отдельные моменты взаимоотношения с растением-хозяином. До настоящего времени были известны лишь некоторые данные по эмбриологии этого вида (Маркова, 1951).

Распространение и среда обитания

Бошнякия распространена в азиатской части СССР. При этом ареал ее на Дальнем Востоке (рис. 1) сильно растянут в широтном направлении. Далее к западу он становится очень узким и доходит до Полярного Урала. Вне пределов СССР это растение встречается на Аляске (Porsild a. Czum, 1959) и в Японии. Такое распространение связано, несомненно, с биологией паразита, он произрастает на корнях ольховников *Alnaster fruticosus* Rupr. и *A. kamtschatica* (Kom.) Czerep. Как показали исследования, в условиях севера Камчатки поселение бошнякии на корнях происходит только в тех случаях, когда последние располагаются на глубине не более 5—6 см. В пределах лесной зоны такие условия создаются с появлением поярости, где на смену лесу с его хорошо развитыми почвами и в той или иной мере глубоко залегающими корнями на склонах появляются кустарники, корневая система которых в силу климатических и эдафических условий распространяется поверхностно. Что же касается районов Крайнего Севера, то здесь интересующее нас растение произрастает и на плакорных местообитаниях, ибо и здесь корневая система у *Alnaster fruticosus* (цдущего дальше на север, нежели *A. kamtschatica*) крайне поверхностна. Причина последнего явления широко освещена в литературе (Городков, 1930; Тиртиков, 1951; Говорухин, 1956; Гаврилюк, 1960).

Эти наблюдения подкрепляются изучением местонахождений гербарного материала (по гербариям БИН АН СССР), а также недавними палеоботаническими находками (Караваяев и Филин, 1962). Доводательства этому дают и исследования, проведенные над двумя другими видами — бошнякией гималайской и бошнякией клубненосной

¹ Наблюдения проведены во время работы автора в составе Камчатской комплексной экспедиции в 1960 г. на побережье залива Корфа в окрестностях пос. Култучное.

¹ Грубое уравнивание весов ТВ-1 гравитрона должно осуществляться шариками с массой 250 мг. Не располагая достаточным их количеством, мы использовали шарики с массой 262—265 мг. Поэтому линия каждого нового цикла регистрации биомассы начинается после сброса шарика не с середины шкалы, а несколько левее ее, но это не имеет существенного значения.

(Tiagi, 1963). Оба вида произрастают в субальпийском поясе, паразитируя на корнях других кустарников (рододендрона и толокнянки).

В изученной местности, подробные данные о которой изложены в работе А. Е. Катенина и В. Ф. Шамурина (1963), наш вид широко распространен на склонах гор. Именно там, где на смену более или менее сомкнутой растительности с преобладанием

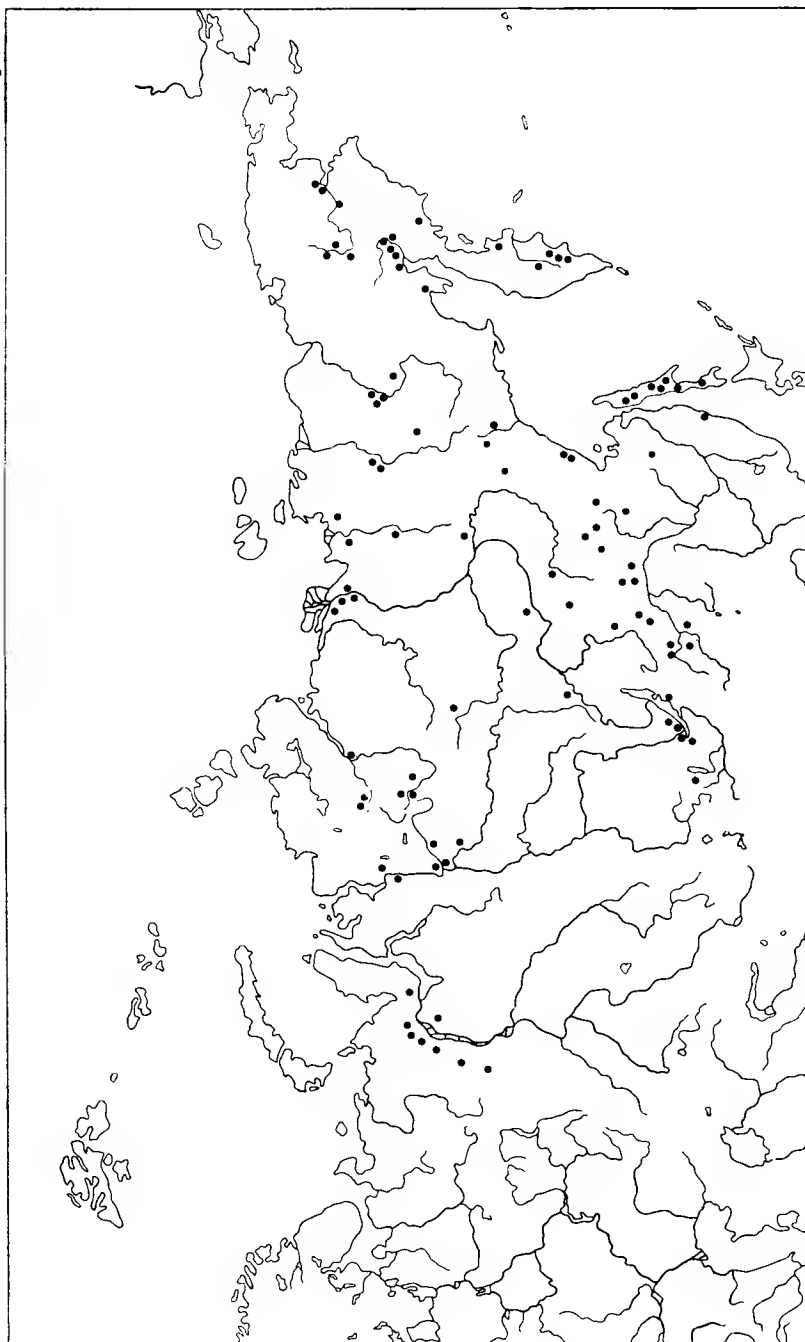


Рис. 1. Распространение *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. в пределах СССР.

кедрового стланика и отдельных зарослей ольховника камчатского (или смешанным ольховниково-кедровниковым сообществам) приходят горно-тундровые сообщества. На широких прогалинах между отдельными особями ольховника и кедрового стланика, занятых кустарничковыми синузиями, на переходе последних к полному господству, на 1 м² площади иногда можно насчитать до 3—5 особей *Boschniakia rossica*. В кустарничковом покрове обычно преобладают *Vaccinium uliginosum* L. или *V. vitis-idaea* L., покрытие ими почвы достигает 20—40%. Большая часть поверхности представлена

выходами щебня, в той или иной мере заросшими мхами и мелкими лишайниками. Несмотря на низкие, прижатые к поверхности грунта кроны ольховника (действие ветра), под ними в зимнее время задерживается достаточное количество снега, который защищает как корни, так и поселившееся на них растение-паразит. Довольно часто, особенно если особи ольховника образуют отдельные куртины, произрастающие с подветренной стороны склона, компонентом группировки является кустарник *Rhododendron luteum* Georgi. В таких случаях снежный покров достигает 1—1.5 м высоты. При всех изложенных обстоятельствах корневая система ольховника распространяется поверхностно, крупнокаменная подстилка слабо развитой почвы (а часто и сплошные массивы камня под ней) обуславливает приближение корней к поверхности. Этим обстоятельством определяется возможность расселения бошнякии, ограничивается ее распространение.

Развитие бошнякии и некоторые особенности ее строения

Распространение бошнякии происходит путем рассеивания ее семян. Их поразительное изобилие¹ и крайне малый абсолютный вес (см. таблицу) позволяют причислить растение к анемохорам.

Данные о семенной продуктивности бошнякии

Количество плодов на одном экземпляре	Количество семян на один плод (среднее из 10 подсчетов)	Абсолютный вес 1000 семян (в г)	Вес одного семени (в г)	Количество семян на одно растение
144 (наибольшее). 54 (наименьшее).	2470	0.0036	0.0000036	355680 133380

Однако дальнейшее распространение и углубление их в почву осуществляется водой.

В одном из исследований (Kummerow, 1962) автор, всесторонне изучая одно паразитирующее растение из сем. *Rafflesiaceae*, высказывает предположение, что прорастание его семян стимулируется особыми веществами, выделяемыми корнями растения-хозяина. Не зная в то время о подобном предположении, мы проводили эксперимент по проращиванию семян бошнякии (после двух месяцев хранения). Один из вариантов — проращивание в обычных условиях помещения (при t 18—20°), другой — проращивание после двухмесячного промораживания (дальнейшее содержание при указанной температуре). Третий и четвертый варианты — проращивание на экстракте из мертвых корней ольховника камчатского (при указанной температуре и с промораживанием). Во всех случаях прорастания семян не наблюдалось. Таким образом, с большой долей уверенности можно сказать, что прорастание семян паразита происходит при непосредственном воздействии выделений живых корней растения-хозяина. В данном случае несомненное значение имеет именно поверхностное распространение корневой системы ольховников.

Прорастание и внедрение гаустории происходит на следующий год после рассеивания. При этом местом внедрения являются молодые корни, по-видимому, одно-двухлетнего возраста. В дальнейшем происходит полное срастание проводящих элементов хозяина с начавшим бурный рост паразитом, как это наблюдалось и другими авторами (Раздорский, 1949; Srivastava, Esau, 1961; Ramaiah и др., 1962; Shea, 1962). Паразит стимулирует новообразования проводящих элементов корня хозяина, от чего последний на длительном протяжении неумеренно утолщается (со стороны притока веществ). При этом возрастает количество колец древесины до трех-четырех, что связано, возможно, с «волнами роста» паразита. За первый год формирования его клубневидное тело достигает 0.5—1.0 см в поперечнике и веса до 1—2 г. Наиболее гипертрофируются ткани корня растения-хозяина на второй год развития *Boschniakia rossica*, гипертрофия тканей особенно ускоряется после полного развития листьев ольховника (конец июня). Образующиеся в утолщенной части корня проводящие элементы погибают по направлению к клубнеобразному телу паразита. Последнее со временем охватывает весь корень, а идущее далее его продолжение постепенно как бы «откусывается», погибает (рис. 2, А). В результате интенсивного деления паренхиматических клеток в клубне бошнякии, за второй вегетационный период происходит резкое увеличение объема паренхиматических тканей и, соответственно, тела паразита (рис. 2). Вес отдельных особей в это время достигает 50—60 г.

К концу второго вегетационного периода формируется укороченный зачаточный цветонос, на котором лишь намечаются бугорки цветков (рис. 3, 4б). Во всех клетках обильной паренхимы, составляющей основу тела паразита, запасается большое количество жира. Крахмал в виде мелких рассеянных зерен обнаружен лишь в меристемах

¹ Об огромной семенной продуктивности растений-паразитов говорят и другие исследования (Kummerow, 1962).

тической ткани конуса роста генеративного побега. Среди паренхимы видны довольно обильные воздухоносные полости. В таком состоянии растение перезимовывает (рис. 3).

На третий год развитие и рост продолжают. Однако и здесь они быстро прогрессируют лишь после полного развития листьев хозяина. Еще тогда, когда растение-паразит находится в почве, у него происходит дальнейшая дифференциация цветков. Наряду с этим начинается рост цветоноса и увеличение объема растения. В последней декаде июля происходит массовое появление основной «волны» бошнякии. Массивные ее цветоносы отрастают в течение нескольких дней, достигая общей высоты 43 см (до 35—37 см над поверхностью почвы). Большей частью развивается один генеративный побег, даже в случае закладки двух-трех побегов. Однако встречаются экземпляры, у которых из одного общего основания образуется до трех-четырех и даже до шести

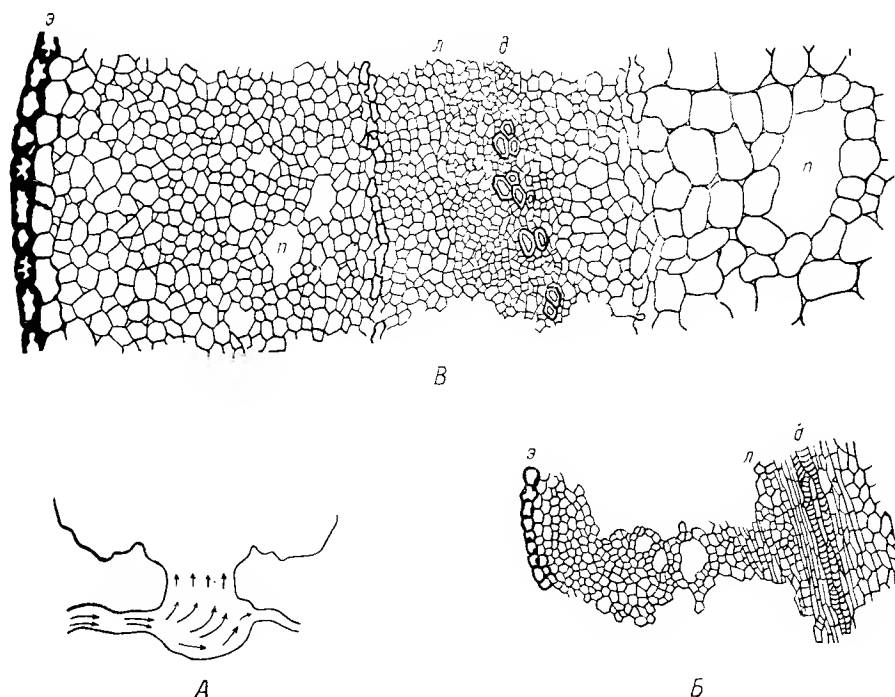


Рис. 2. Анатомическое строение клубня бошнякии к концу второго года развития.

А — схематическое изображение места срастания (стрелками показано направление проводящих элементов); Б — строение на продольном срезе; Б' — строение на поперечном срезе. з — элементы древесины, л — луб, а — опробковевший эпидермис, п — воздухоносная полость.

цветоносов. Почти на всем ее протяжении надпочвенная часть побега покрыта плотно расположенными цветками. В некоторых случаях последние имеются и непосредственно у поверхности почвы. Начинается массовое цветение. На одном экземпляре можно насчитать от 50 (мелкий экземпляр) до 160 (крупный экземпляр) и более цветков. Цветение происходит дружно (в пределах одного экземпляра и в целом на территории), в течение двух-трех дней. В это время наблюдается усиленное посещение цветков различными видами шмелей. Однако опыт с изоляцией соцветий марлевыми изоляторами показал, что и в этом случае семена образуются нормально. Неразвившихся семян обнаружено такое же количество, как и при обычном, естественном развитии растения, при изоляции лишь увеличивается время цветения, достигая семи дней.

Взвешивание экземпляров бошнякии в первые дни цветения дало такие результаты: вес средних по величине экземпляров 114—122 г, вес крупных экземпляров 147—172 г. Подсчитывая количество особей бошнякии, которое может паразитировать на одном экземпляре ольховника,¹ мы обнаружили на одном из них 19 особей *Boschniakia rossica*, имевших 31 генеративный побег. Отдельные особи имели до 4—5 побегов. Растение-хозяин произрастало на крутом сильнощебенистом склоне, со слабо развитой почвой; отдельные ветви и окончания ветвей его были сухими. По старым остаткам бошнякии на этом растении можно было установить, что и в прошлом году на нем паразитировало значительное количество ее особей. Несомненно, что ослабление растения столь массовым поселением паразита, отток веществ к нему, сильно ухудшил формирование побегов ольховника, понизив их морозоустойчивость. Та же самая при-

¹ Для этой цели выбирался отдельно растущий экземпляр *Alnaster kamtschatica*.

чина вызвала и гибель более старых участков ветвей, уменьшив их боковое ветвление и, следовательно, олистивение.

Как уже ранее говорилось, поселение паразита происходит лишь в случае поверхностного распространения корневой системы. Поэтому степень обилия встречающейся бошнякии служит косвенным показателем глубины почвенного слоя, особенно на склонах гор. Что касается долинных местообитаний, то там (в районе исследования) нам не приходилось встречать *Boschniakia rossica*.

Цветение паразита происходит дружно и в сжатые сроки, но единичные экземпляры могут появляться и цвести на протяжении одной-двух недель после основной «волны». Такая специфика развития объясняется прежде всего синхронностью с самым благоприятным временем в жизни растения-хозяина. Этот период характеризуется полным развитием на нем листьев и, следовательно, наибольшим усилением процесса фотосинтеза. С другой стороны, возможно, что бошнякия является одним из наиболее теплолюбивых растений района и для ее полного развития, помимо обилия поступающих веществ, требуются повышенные температуры, наблюдающиеся именно в указанные выше сроки.

Завязывание плодов очень усиленное, как и образование семян. Нам не приходилось обнаруживать даже единичных «пустоцветов». Созревание плодов происходит в первой декаде сентября. Затем наблюдается полное отмирание всего растения. При этом отмирают и те побеги, которые по каким-либо причинам не развились в данном году (довольно частое явление). Таким образом, бошнякия является монокарпическим растением, завершающим свое развитие в три года.

Следует добавить, что внутри генеративных побегов бошнякии после появления их над поверхностью почвы развивается личиночная стадия одного насекомого (жук, вид которого определить не удалось). Личинка жука выедает сердцевину, продельвая ходы, от чего внутри образуется полость. При этом растение несколько не страдает (по крайней мере признаков какого-либо угнетения не приходилось обнаруживать). Возможно, что это насекомое способствует опылению бошнякии, после же созревания плодов благодаря разрушению внутренней части стебля происходит более быстрое отделение их и перемещение вместе с находящимися внутри семенами. Последние при этом рассеиваются.

Проведенное нами исследование биологии одного из самых северных паразитов — бошнякии еще раз иллюстрирует удивительную приспособленность организма к специфической среде. Быстрое развитие, связанное с обильным накоплением массы тела в сжатые сроки, крайне высокая семенная продуктивность — все это, особенно первое, ставит данное растение на особое, исключительное место среди других растений Крайнего Севера.

Л и т е р а т у р а

- Г а в р и л ю к В. А. (1960). О характере корневой системы некоторых кустарничков Чукотки. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 4. — Г о в о р у х и н В. С. (1956). Редколесья на полярном пределе лесов Малого Ямала и в приобской лесотундре. Земледование, IV. — Г о р о д к о в Б. Н. (1930). Вечная мерзлота и растительность. Материалы КЕПС, 80. — К а р а в а е в М. Н., В. Р. Ф и л и н. (1962). Первая находка *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) V. Fedtsch. Вестн. Московск. ун-в., Биол., зоолог., 2. — К а т е н и п А. Е., В. Ф. Ш а м у р и н. (1963). Возобновление некоторых древесных и кустарниковых пород на гаях в районе залива Корфа (Корякская Земля). Бот. журн., 9. — М а р к о в М. В. (1962). О взаимоотношениях между растениями в растительном сообществе. В сб.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. — М а р к о в Л. Г. (1951). К эмбриологии редкого северного паразита бошнякии. Бюлл. МОИП, отд. биол., 56 (4). — Р а з д о р с к и й В. Ф. (1949). Анатомия растений. — С у к а ч е в В. Н. (1957). Главнейшие очередные задачи ботаники в СССР. (Доклад на 2 делегатском съезде ВБО). Бот. журн., 11. — С у к а ч е в В. Н. (1959). Новые данные по экспериментальному изучению вза-

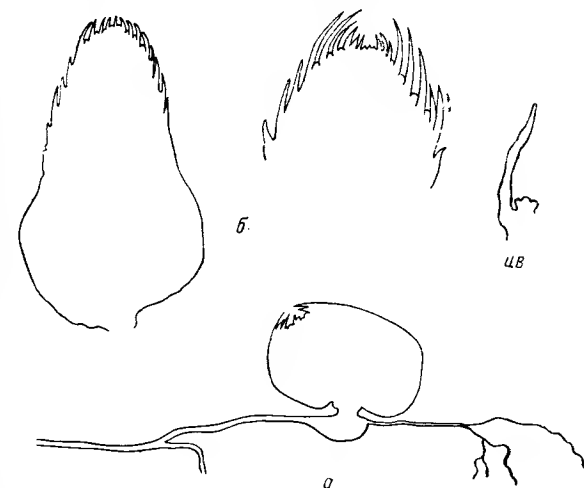


Рис. 3. Общий вид бошнякии на второй год развития.

а — к началу августа месяца; б — к периоду покоя (середина сентября); в — зачаток цветка.

имотношений растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64 (4). — Тихомиров Б. А. (1955). Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера СССР и отдельные проблемы его изучения. Бот. журн., 4. — Тихомиров Б. А. (1958). Некоторые задачи изучения растительного покрова советской Арктики. Вестн. АН СССР, 7. — Тихомиров Б. А. (1959). Некоторые итоги и основные проблемы изучения растительного покрова севера Сибири. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 2. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Тыртыков А. П. (1951). Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов. Вестн. Моск. ун-та, сер. физ.-мат. и естеств. наук, 10. — Нейкард Л. Р. (1962). Root parasitism in *Castilleja*. Bot. Gaz., 124, 1. — Куммеров Ж. (1962). *Pilostyles berterii* Guill., eine wenig bekannte *Rafflesiaceae* in Mittelchile. Bot. Zeitschr., 50, 4. — Пейл М. А. (1962). The parasitic behavior of *Melampyrum lineare* and a note on its seed color. Rhodora, 64, 757. — Порсильд А. Е. а. Н. А. С. Р. (1959). The vascular flora of Liard Hotsprings, B. C., with notes on some Bryophytes. The Bull. Nat. Mus. of Canada, 171. — Рамаях П. К., К. Паратасарати, Р. С. Рао. (1962). Studies on sandal spice. Part IV. A histochemical study of the sandal (*Santalum album* L.) root haustoria in relation to mineral nutrition. Proc. Indian Acad. Sci., 56, 2. — Шеа-Кейт Р. (1962). The endophytic system of *Ponderosa* pine dwarf mistletoe in relation to swollen branch tissues. Forest Sci., 8, 3. — Спаргью Е. Ф. (1962). Parasitism in *Pedicularis*. Madrono, 16, 6. — Сриастава Л. М., К. Е. Сау (1961). Relation of dwarf mistletoe (*Arceuthobium*) to the xylem tissue of conifers. I. Anatomy of parasite sinkers and their connection with host xylem. Am. Journ. Bot., 48, 2. — Тиаги В. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. IV. Embryology of *Boschniakia himalaica* Hook. and *B. tuberosa* (Hook.) Jepson, with remarks on the evolution of the family. Bot. Notis., 116, 1. — Веераратна В. Г. (1960). The ecology and biology of parasitism of the *Loranthaceae* of Ceylon.

Сельскохозяйственный институт,
София, обл.
Черкасская обл.

(Получено 19 VIII 1964)

УДК 582.282 : 581.492.7

А. К. Торев

ШАМПИНЬОН КАК СТИМУЛЯТОР РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Автотрофные растения синтезируют самые разнообразные органические вещества, некоторые из них — в больших количествах, являющиеся главным образом конститутивными и резервными веществами, другие — в минимальных количествах, — витамины, гормоны и др., служащие прежде всего для регуляции жизненных процессов. Однако растения не всегда успевают выработать в достаточном количестве необходимые им вещества высокой физиологической активности, регулирующие процессы их роста и формообразования.

Если растениям будут дополнительно даны эти вещества, повышающие активность жизненных процессов (когда они отсутствуют или имеются в недостаточном количестве), то процессы нарастания и формообразования усиливаются, что обуславливает повышение урожая и ускорение созревания плодов и семян.

Стимуляция растений, т. е. добавочное снабжение их минимальными количествами физиологически активных веществ с целью повышения урожая или ускорения созревания семян и плодов, представляет большой интерес как с практической, так и с теоретической точки зрения.

При практическом применении стимуляции растений часто получаются нежелательные результаты. По нашему мнению, это является результатом неудачного подбора стимуляторов, неправильного применения их.

Материал и методика

Наши исследования, которые мы проводили в течение нескольких лет, показали, что высшие шляпочные грибы, их плодовые тела и мицелии содержат вещества высокой физиологической активности (Торев, 1961, 1962). До настоящего времени нами исследовано свыше 40 видов шляпочных грибов и во всех из них без исключения были открыты вещества стимулирующего действия. Не все виды грибов в равной мере активны, однако направление их действия одинаково; при слишком высокой концентрации грибы проявляют себя как ингибиторы и подавляют рост сельскохозяйственных растений, а при оптимальной концентрации они активируют рост и, что самое главное, ускоряют созревание плодов, например помидоров, перца и др.

Шампиньон в этом отношении не является исключением, независимо от того, культивируется ли он искусственно или произрастает в естественных условиях. Наи-

больший практический интерес представляют не шляпки грибов, которые используются в пищу, ради чего и культивируются грибы, а ножки (печки) грибов, которые обычно отрезаются при сборе и являются отходом. Отрезанные как ненужный продукт ножки составляют примерно 15% от веса приготовленных для рынка грибов. Как известно (Курсанов, 1940; Сечанов, 1957), вся надземная масса грибов, включая их ножки, является плодовым телом, состоящим из густо переплетенных гиф. Однако между шляпкой и ножкой существует некоторая разница в консистенции мякоти, во вкусовых качествах, а по всей вероятности, и в биохимическом и других отношениях. Чтобы установить, есть ли разница в стимулирующем действии шляпок и ножек грибов, нами были проведены специальные опыты. Было установлено, что шляпки являются немного более активными, чем ножки, но в последних также содержится достаточно много физиологически активных веществ.

Ножки грибов собирают в грибницах и сушат на солнце или в сушильне при температуре 60°. Затем их перемалывают в порошок с помощью лабораторной мельницы, а при необходимости получения больших количеств вещества применяют различного типа мукомолки и мельницы, в которых обычно перемалывается фураж. Испытывались различные методы сушки ножек, был проведен ряд опытов. Применялась предварительная обработка ножек паром спирта, использовались вакуумные сушильни и другие приемы.

Полученный порошок, содержащий, кроме физиологически активных веществ, большие количества инертной массы, и используется в качестве стимулятора.

Опыты с помидорами

Стимулирующее действие грибов, в частности шампиньонов, проверялось на помидорах гетерозисного сорта 'Заря-Комета', выращиваемых на гравии. Горшки с растениями помещались в вегетационные сосуды с искусственной питательной средой, по Чеснокову (1960), к которой добавлялись различные количества субстрата из грибов. Опыт проводился в следующих вариантах: контроль, добавление 0.2, 0.1, 0.02 и 0.01% грибной массы в 4 повторениях. По достижении растениями 2—3 см высоты они выращивались в искусственной питательной среде, после чего переносились на гравий. Искусственная питательная среда, а вместе с ней и добавленный субстрат из грибов вначале заменялись свежим на 7-й день, а затем до конца вегетационного периода заменялись один раз в две недели.

В течение вегетационного периода наблюдались очень большие различия между отдельными вариантами. Рост томатов в варианте с концентрацией субстрата из грибов 0.2% сильно отставал, листья растений имели бледно-желтый цвет; при концентрации 0.1% все еще сказывалось ингибирующее действие гриба, однако общий габитус растения и его рост приближались к контрольным.

Концентрация 0.02% оказала полезное стимулирующее действие на томаты, они имели более мощный рост в высоту, быстро росли их листовые пластинки. При концентрации 0.01% субстрат из грибов все еще проявлял стимулирующее действие, но уже слабое по сравнению с предшествующим вариантом. Кроме усиления роста, стимулирующее действие гриба проявлялось в усиленном образовании органов плодотворения, в ускорении развития завязавшихся плодов. Томаты, выращиваемые при концентрациях 0.02 и 0.01%, образовали плодовые кисти намного быстрее, — когда у них образовались уже вторые плодовые кисти, у контрольных растений сформировались лишь первые кисти. Очень характерным являлось нарастание массы плодов. По своей величине плоды первой кисти контрольных растений равнялись плодам второй кисти тех растений, которые выращивались при концентрациях 0.02 и 0.01%, созревание же первых плодов в этих вариантах опыта опередило на две недели контрольные экземпляры.

ТАБЛИЦА 1

Результаты опыта с помидорами,
выращиваемыми на гравии
(средние данные на одно растение, в сыром весе)

Варианты опыта	Общий вес корней, стеблей и плодов (в г)	Вес стебля (в г)	Вес корней (в г)	Вес плодов (в г)	Отношение веса стебля к весу плодов	Урожай плодов (в % к контролю)
Контроль	414	231	38	145	1.59	100
Концентрация 0.2%	132	62	25	45	1.37	31
То же 0.1%	236	98	27	111	0.84	76.5
» 0.02%	560	258	52	250	1.03	172.4
» 0.01%	472	218	43	211	1.03	145.5

Полная характеристика стимулирующего действия ножек шампиньонов была получена после завершения опыта, когда созрели первые плоды на контрольных растениях. Результаты этого опыта приведены в табл. 1.

Анализ результатов опыта показывает, что растения в вариантах 0.2 и 0.1% в результате ингибирующего действия больших концентраций грибного субстрата сильно отстают от контроля во всех отношениях. При концентрациях 0.02 и 0.01% наблюдается стимулирующее действие грибной массы, которое особенно сильно проявляется в отношении развития плодов. Так, в варианте 0.02% вес плодов составляет 172.4% по сравнению с контролем. Интересно отметить, что отношение веса стебля к весу плодов в контроле равно 1.59, т. е. стебель вместе с листьями весит почти в 1.6 раз больше, чем плоды, а в вариантах 0.02 и 0.01% этот коэффициент приблизительно равен 1. Отсюда следует, что стимулирующие грибные вещества оказывают влияние прежде всего на плодоношение и в конечном счете на созревание и урожай плодов.

Опыты с томатами в производственных условиях

Исходя из некоторых наших лабораторных и полевых опытов, проведенных в 1959, 1960 и 1961 гг., мы в 1962 г. решили перейти к более широкому производственному испытанию стимулирующего действия ножек шампиньонов. При этом учитывалось, что в ряде кооперативных хозяйств шампиньоны уже выращивались и получалось большое количество ножек в качестве отхода производства. По нашей просьбе ножки грибов собирались, высушивались и перетирались в порошок разными способами.

Производственные опыты проводились в зерновых хозяйствах (ТКЗХ) Брестовица на площади 6 га, Перушица 0.8 га, Колековец 1.2 га и Ягдово 0.7 га с соответствующей контрольной площадью. Опыты проводились с гетерозисным сортом '№ 10× Бизон'.

Мы вносили стимулирующие вещества в почву, в чистом виде или в смеси с искусственными удобрениями, в момент высадки рассады или несколько позже, при подкормке томатов.

В селах Перушица и Ягдово грибной субстрат вносился в смеси с азотным удобрением при первой подкормке, а в селах Брестовица и Колековец — в чистом виде в момент высадки рассады.

При использовании муки из ножек шампиньонов в качестве стимулятора в смеси с минеральными удобрениями смесь следует готовить предварительно. Стимулирующий материал смешивают с соответствующим количеством минеральных удобрений, приблизительно 8 кг грибной муки на 120 кг азотного удобрения на 1 га. Этой смесью подкармливают томаты, внося на каждое растение перед его поливом по 5—6 г. Смесь следует вносить ближе к растению, чтобы стимулирующее вещество после растворения водой полностью попало в корневую систему томата.

Стимуляция проводится при первой подкормке во время цветения первой и второй кисти. В тех случаях, когда стимулирующее вещество применялось отдельно, без минерального удобрения, оно отмеривалось специальной меркой и в количестве 200—250 мг вносилось в ямку перед посадкой каждого растения. Этот способ предпочтительнее по его результатам, однако он более трудоемок.

Доза 200—250 мг муки из ножек шампиньонов на одно растение была установлена нами в результате предварительно проведенных опытов. Большие дозы, примерно 500 мг, не оказывают более сильного стимулирующего действия, а 1 г уже играет роль ингибитора, особенно в отношении корневой системы.

Весьма хорошие результаты по стимуляции томатов получаются, если и со второй подкормкой минеральными удобрениями, в момент формирования 3-й и 4-й кисти внести дополнительно по 200—250 мг грибной муки на каждое растение.

В период вегетации заметных различий между опытными и контрольными растениями в отношении высоты и габитуса не наблюдалось, кроме несколько более быстрого развития плодов подопытных растений.

С наступлением периода созревания выявились явные различия. Опытные деланки показали более быстрое и более дружное созревание, в результате определялся следующий индекс скороспелости (по состоянию растений на 15 VI—30 VI 1962 г., средний урожай с 1 га):

Место опыта	Опыт	Контроль	Процент
Брестовица	18.080	11.500	157.8
Перушица	15.800	9.700	162.8
Колековец	10.630	6.300	167.8
Ягдово	17.000	10.400	163.4

Анализ данных опыта показывает, что созревание стимулированных томатов ускоряется примерно на 60% до 30 VI, т. е. примерно на 15 дней с момента появления первых спелых плодов. При следующих сборах эта разница постепенно уменьшается, но в целом созревание стимулированных растений и соответственно сбор зрелых плодов идут впереди контрольных на одну кисть. Ускорение созревания заметно с первого взгляда на деланке.

Как известно, томаты, которые созревают раньше, реализуются по ценам в несколько раз более высоким как на внутреннем, так и на внешнем рынке; в наших производственных посадках томатов доходы от опытных деланок были примерно на 20—25% выше, чем доходы от контрольных деланок.

Опыты с кукурузой

Испытание стимулирующего действия шампиньонов было проведено и на кукурузе сорта 'ВР—42'. С этой целью мы заложили опыт на гравии по той же схеме и с теми же повторениями, как и в опыте с томатами, т. е. в искусственную питательную среду прибавляли материал из ножек шампиньонов таким образом, чтобы получились следующие концентрации: 0.2, 0.1, 0.02, 0.01% и контроль. Повторная подкормка искусственными удобрениями и внесение субстрата из ножек грибов производилась через каждые две недели. Результаты исследования приводятся в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что стимулирующее действие ножек шампиньонов отмечается и в отношении кукурузы, но при этом наблюдаются свои особенности в воздействии отдельных концентраций стимулятора на кукурузу по сравнению с томатами. Высокая концентрация 0.2% не оказывает такого сильного ингибирующего влияния на рост кукурузы, а 0.1% слабо ингибирует корневую систему и слабо, но все же стимулирует развитие надземной части растения. Оптимальная концентрация 0.02%, так же как и в случае с помидорами, в наибольшей степени стимулирует как надземную, так и подземную части растения. Концентрация 0.01% оказывает сравнительно слабое стимулирующее воздействие.

Стимуляция корневой системы имеет у кукурузы ту характерную особенность, что проявляется в основном в образовании вторичной корневой системы, в результате чего увеличивается общий процент корневой массы.

Кроме стимуляции процессов роста, у кукурузы, как и у томатов, наблюдается стимуляция процессов развития, т. е. усиление выколашивания и вызревания. Особенно это проявляется при концентрации 0.02%. Растения этого варианта опередили контрольные примерно на 10 дней.

Ранее проведенными исследованиями (1961 и 1962 гг.) относительно стимулирующего действия грибов на корневую систему гороха и пшеницы было установлено, что при повышенных концентрациях проявляется ингибирующее действие, и только при концентрациях 0.02% нарастание корневой системы выравнивается с контролем, стимулирующее же действие гриба совсем не наблюдалось ни при этой, ни при меньших концентрациях.

Кукуруза и томаты, однако, как мы видели, реагируют иным, положительным образом. Это показывает, что стимулирующие вещества грибов проявляют свою активность неодинаково, будучи применены к различным видам растений.

Заключение

Стимуляция, т. е. активизация физиологических процессов растений, может быть осуществлена не только путем применения известных в настоящее время стимуляторов, но и путем применения других веществ, также обладающих высокой биологической активностью, в частности, стимулирующее действие оказывают вещества, которые содержатся в шляпочных грибах, например в шампиньонах.

При производстве шампиньонов ножки грибов, идущие в отход, могут быть использованы для стимуляции роста сельскохозяйственных растений.

Из грибницы площадью 1000 м² получается 6000—8000 кг грибов и примерно 900—1200 кг ножек. При высушивании этого количества ножек получается 130—160 кг сухой массы (ножки имеют более высокое содержание сухого вещества, чем шляпки), достаточной для стимуляции 15—18 га томатов.

При стимуляции помидоров ножками шампиньонов доходность плантации повышается на 20—25%.

При такой перспективе двустороннего использования шампиньонов следует рекомендовать более широкое внедрение производственной культуры грибов в народное хозяйство.

ТАБЛИЦА 2

Результаты опыта с кукурузой, выращенной на гравии (средние данные на одно растение, в сыром весе)

Варианты опыта	Вес надземной массы		Вес корневой системы	
	(в г)	(в %)	(в г)	(в %)
Контроль	690	100	123	100
Концентрация 0.2%	406	58.8	71	57.6
То же 0.1%	706	102.7	117	95.1
» 0.02%	860	124.7	158	120.3
» 0.01%	729	105.6	133	108.1

Мы пока еще не располагаем сведениями о биохимической природе и физиологическом действии стимулирующих веществ, содержащихся в грибах. Необходимо дальнейшее изучение этого интересного вопроса, а также изучение действия грибов на другие растения.

Л и т е р а т у р а

Курсанов Л. И. (1940). Микология. — Сечанов Ив. (1957). Гъбите в България. — Торев А. К. (1961). Высшие шляпочные грибы как источник физиологически активных веществ. Докл. ТСХА, 70. — Торев А. К. (1962). Стимулиране на растенията с екстракт от висши гуглести гъби. Ся.: Селскостопанска наука, 9. — Чесноков В. А. и др. (1960). Выращивание растений без почвы. Физиол. раст., 7, 5.

Сельскохозяйственный институт,
Пловдив, Болгария.

(Получено 23 XI 1964).

УДК 632.51 : 632.97 : 582.998

Н. Я. Хвалшна

AMBROSIA PSILOSTACHYA DC. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком

Амброзия голометельчатая *Ambrosia psilostachya* DC. (*Compositae*) относится к подсем. *Carduoideae* (*Tubuliflorae*), колену *Ambrosieae* (Флора СССР, 1959). Это — травянистое однодомное многолетнее растение (см. рисунок). По особенностям строения и вегетативного размножения амброзия является (Котт, 1961) представителем типа корнеотпрысковых, подтипа гонолобуса гладкого (*Honolobus laevis* Mich.). Листья супротивные, перисто рассеченные, с густым щетинистым прижатым опушением. Стебель прямой, бороздчатый, более или менее ветвящийся, высота 15—65 см. Корень стержневой, с большим количеством боковых горизонтальных корней, находящихся на глубине 5—10 см, из многочисленных почек боковых корней осенью образуются довольно мощные беловато-розовые зимующие отпрыски, высота этих отпрысков 3—6 см. Пестичные цветки расположены в пазухах верхних листьев, не имеют околоцветника, заключены по одному в сросшуюся доверху обратнойцевидную обертку, в верхней части вытянутую в носик, с более или менее выраженными продольными ребрами, заканчивающимися в верхней части бугорками, расположенными по окружности в один ряд. Обертка покрыта щетинками, у основания сросшаяся с прицветничками; рыльце двураздельное, в виде удлиненных нитевидных допастей. Семянко обратнойцевидная, без хохолка, заключена внутри сросшейся обертки, твердеющей при созревании семянки. Тычиночные цветки мелкие, трубчатые, с колокольчатым пятишестизубчатым венчиком, с 5—6 тычинками и редуцированным пестиком. Цветки светло-желтые, в числе 5—32, собраны в мелкие корзинки, последние в верхушечных колосовидных соцветиях 5—8 см длины. Обертки корзинок, несущих тычиночные цветки, сплюснутой блюдцевидной формы 1.5—4 мм в диаметре.

В пределах Советского Союза этот карантинный сорняк, пришедший из Америки, указывается для Оренбургской (Вакулова, 1952), Куйбышевской областей, Ставропольского (Ново-Александровский и Дмитриевский районы) и Краснодарского (Ново-Покровский район) краев, а также Эстонской ССР (Васильев, 1959).

Амброзия голометельчатая была обнаружена нами 9 августа 1962 г. близ с. Осиновки Вольского района Саратовской области. Здесь она приурочена к балке с местным названием «Каменный дол». 20 октября того же года при повторном посещении этих мест нам удалось проследить указанную выше балку на всем протяжении (8 км) и со всеми ее отрогами. При этом установлено, что амброзия голометельчатая наблюдается здесь всюду — и по щебенчато-каменистому дну балки, где до ее поселения произрастали однолетние сорняки, и по пологим склонам, покрытым плащом делювия. Всюду она образует довольно чистые заросли и находится в хорошем состоянии. На более пышного развития амброзия достигла на рыхлой суглинистой насыпи плотины, здесь отдельные экземпляры сильно ветвятся и имеют максимальную высоту — 65 см. Боковые горизонтальные корни ее сильно переплелись, некоторые из них достигают в длину 75 см и образуют большое количество отпрысков, достигающих 6 см высоты, диаметр в полтора-два раза превышает диаметр корня, на котором они образуются. Наши наблюдения не позволяют согласиться с утверждением С. А. Котта (1961), что у амброзии голометельчатой осенью почки на корнях лишь слегка трогаются в рост. Нами отмечена также еще одна особенность изучаемого растения, — это чрезмерная хрупкость боковых корней, отдельные участки которых могут отделяться и служить размножению амброзии.

Балку с амброзией окружают узкие целинные участки ковыльно-типчаковой степи, хорошо задернованные. Выход амброзии голометельчатой за пределы балки

наблюдается сейчас отдельными куртинками лишь в местах, примыкающих к балке с нарушенной дерниной.

По утверждению местных жителей (Б. И. Замчалов и др.), амброзия появилась здесь в заметном количестве года 3—4 тому назад. Они не могли не обратить внимания на это растение, имеющее местами очень хорошее состояние и совершенно не по-



Ambrosia psilostachya DC.

а — участок бокового корня с отпрысками; б — пестичный цветок; в — тычиночные цветки.

даемое скотом. Мы наблюдали здесь объединенные до основания стебля одиночные экземпляры *Polemonium coeruleum* и *Artemisia austriaca*, на амброзии же не было и следов обкусывания.

На полях и огородах амброзия голометельчатая не обнаружена, но наличие ее в большом количестве в указанной балке является тревожным сигналом. Систематическое посещение балки скотом, сообщение ее с р. Терешкой могут послужить дальнейшему расселению ее в другие места. Необходимо принять меры к уничтожению этого злостного карантинного сорняка.

Вакулова Н. В. (1952). Амброзия трехраздельная, амброзия многолетняя и меры борьбы с ними. Тр. Чкаловск. с.-х. инст., 5. — Васильев Д. С. (1959). Некоторые данные о биологии *Ambrosia artemisiaefolia* L. Бот. журн., 6. — Котт С. А. (1961). Сорные растения и борьба с ними. — Флора СССР. (1959). 25.

Саратов.

(Получено 9 XI 1963).

УДК 581.9 : 551.481.2 (474.5)

К. Брундза

ИНДИКАЦИОННЫЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НИЗИННЫХ БОЛОТ И ТОРФЯНИСТЫХ ЛУГОВ В ЛИТОВСКОЙ ССР

С 2 рисунками

Территория Литовской ССР богата массивами низинных болот мелкого размера. Примером в этом отношении является Озерно-холмистая возвышенность Аукштайтии (см. рис. 1, геоботанический район № 10),¹ которая была исследована традиционной экспедицией ботаников советской Прибалтики в 1963 г. Немалую площадь составляют также массивы болот с тонким слоем торфа, непригодными для промышленной добычи. Такие площади, как правило, пригодны для сельского хозяйства, для использования их в качестве сенокосно-пастбищных угодий или иногда для употребления торфа на изготовление высококачественных компостов. Во всех этих случаях очень важно знать химические свойства торфов; в зависимости от участия тех или иных растений-торфообразователей, от внешних условий природной среды, от истории торфяного массива, химический состав торфов отличается большим разнообразием. Представляется весьма актуальной разработка простого и удобного метода быстрого определения химических и других свойств торфа.

Выдвигается вопрос о необходимости применения ботанического метода для установления количества питательных элементов, которые являются основой потенциального плодородия почвы. Агрохимическая характеристика торфов дает возможность правильно применять минеральные удобрения при освоении болот и заболоченных почв.

Весьма вероятно, что наличие у множества массивов болот больших количеств фосфора или калия будет исключать необходимость применения соответствующих минеральных удобрений (Бахулин и Териева, 1952), что даст большую экономию средств.

Детальные исследования химических свойств почвы болот и заболоченных лугов нужно считать более актуальным, нежели изучение влажности, так как эти свойства почв остаются и после осушения как наиболее действенный фактор роста при возделывании сельскохозяйственных культур. Важно это также и с теоретической точки зрения в связи с изучением миграции химических элементов с одних компонентов ландшафта к другим.

Как уже известно, растительность при осушении болота коренным образом изменяется, хотя валовые показатели химического состава изменяются мало. Поэтому после осушения для отдельных по влажности видов (категорий) торфяных почв должны быть установлены особые индикационные виды и сообщества. При этом должно быть также учтено влияние антропогенных и зоогенных факторов (пастбище, сенокосение и пр.).

При сопоставлении агрохимических данных анализа торфов с ботаническим составом в результате наших прежних исследований были обнаружены корреляционные связи с общим содержанием фосфора и кальция (Брундза, 1962), а исследованиями О. Малакаускаене (1964) по болоту Жувинтас эта связь установлена также в отношении количества калия. В итоге этих исследований стало возможным все низинное болото Жувинтас площадью 1500 га подразделить по количеству главнейших биогенных элементов на 5 различных по трофности полос.

Из всего большого разнообразия свойств ценозов, исследование совокупности которых считается важным в теоретической геоботанике, для практических индикационных целей нам казалось наиболее надежным свойством ценозов — количество видов и число индивидов травянистых растений ценоза. Кроме того, важно наличие или отсутствие древесных растений и кустарников. Особенно важно также обращать внимание на толщину мохового слоя и степень замоховелости.

Нужно заметить, что упомянутые индикационные свойства приобретают более точное значение лишь после того, как бывает выявлен ботанический состав ценоза;

особенное внимание следует уделять видам с большой степенью обилия, а иногда также и некоторым индикационным видам с малой степенью обилия.

Для расшифровки корреляции между агрохимическими свойствами почвы и растительностью оказался обязательным геоморфологический подход прежде всего по грубой схеме: равнины водоразделов, склоны водоразделов, долины рек, ибо этим определяются свойства воды и отчасти водный режим, особенно проточность воды, а тем самым и адсорбция питательных элементов механическими частицами почвы. Имеют значение также рельеф и литологический состав геологической породы, окружающей болотный массив.

Знание всего сложного комплекса свойств конкретного болотного массива в связи со смежными компонентами ландшафта при наличии лишь немногих лабораторно проанализированных проб для данного физико-географического района дает нам возможность сделать прогноз потенциального плодородия торфяной почвы в главных типах избыточно увлажненных лугов, опираясь лишь на растительность.

Общие итоги ранее проведенных нами индикационных работ по юго-восточной части Литвы могут быть представлены в следующей схеме.

I группа ценозов (валовое содержание P_2O_5 в верхнем слое торфа 0.020—0.132%). К этой группе относятся незаливаемые, в том числе приречные и приозерные торфяные луга, расположенные на равнинах водоразделов. Здесь находятся сильно замоховелые участки следующих формаций: *Caricetum lasiocarpae*, *C. limosae*, *C. rostratae*, *C. diandrae*; на пробных (по Друде) площадках число видов не превышает 19. Из древесных растений встречаются сосна и береза пушистая. К этой же группе относятся сообщества *Caricetum nigrae* и *Deschampsietum* временно избыточного увлажнения со множеством видов, в числе которых *Succisa pratensis*, *Alectorolophus maior*, *Luzula campestris*, *Nardus stricta*, *Sieglingia decumbens*, а иногда и сфагновые мхи. Из числа нормально увлажненных ценозов сюда относятся *Nardeta*, некоторые ценозы *Deschampsietum* и *Molinietum*, если в них встречаются вышеупомянутые растения как индикаторы на бедность почвы.

II группа (содержание P_2O_5 0.108—0.250%). К этой группе относятся массивы, расположенные на склонах водоразделов (проточная вода), с теми же самыми формациями, как в группе I, но ценозы здесь характеризуются большим числом видов (>19) или же ценозы с меньшим числом видов, но незамоховелые (как исключение, с наличием лишь *Scorpidium scorpioides*) и в таком случае с ярко выраженным ярусом разнотравия (например, *Menyanthes* и др.).

III группа ($P_2O_5 > 0.255\%$). К этой группе относятся заливные приречные и приозерные луга, а также межполевые лужайки в холмистых местностях с признаками делювиального процесса. Здесь встречаются следующие формации: *Caricetum vesicariae*, *Equisetum limosae*, *Agrostidetum albae*, *Scirpetum pauciflorae*, *Heleocharetum palustris*, а также и вышеупомянутые формации, но с обильно встречающимися индикаторными на содержание питательных элементов растениями, такими как *Carex vesicaria*, *Equisetum limosum*, *Agrostis alba*, *Glyceria fluitans*, *Polygonum amphibium*, *Rumex aquaticus*, *Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia nummularia*, *Thalictrum lucidum*, *Cicuta virosa*, *Coronaria flos-cuculi* и др.

В отношении содержания CaO в почве ценозы распределялись на 4 группы: 1-я группа — содержание в почве CaO 0.08—1.57%; в нее входят различные ценозы с группировками сфагновых мхов.

2-я группа — содержание CaO 0.946—2.241%. Также разные формации, но без сфагновых мхов, с растениями-индикаторами на бедность в отношении кальция (*Nardus stricta*, *Potentilla erecta*, *Succisa pratensis*, *Salix rosmarinifolia*, *Sieglingia decumbens*) и травянистыми растениями сфагновых болот.

3-я группа — содержание CaO 2.03—4.37%. В качестве индикаторов на достаточную обеспеченность кальцием служили следующие растения: *Carex dioica*, *C. caespitosa*, *Scirpus pauciflorus*, *Eriophorum angustifolium*, *E. latifolium*, *Triglochin palustre*, *Cirsium oleraceum*.

4-я группа — содержание CaO > 4.5. К этой группе относятся ключевые болота, в которых вышеупомянутые растения 3-й группы являются эдификаторами или суб-эдификаторами.

Нужно отметить, что принятое сейчас (Физическая география Литовской ССР, 1958 г.) подразделение Литвы на физико-географические области: 1) Юго-восточную область, 2) Среднюю область — низменность с наиболее плодородными почвами и 3) Западную область — не соответствует наметившемуся подразделению территории по потенциальному плодородию торфяных почв. Районы Озерно-холмистой возвышенности Аукштайтии (рис. 1, геоботанический район) (типичным районом можно считать Зарасайский район) ничего общего не имеют с районами той же области так называемой флювиогляциальной песчаной равнины (геоботанические районы № 11 и 13). Это отражается не только на составе растительности низинных болот, но и в общем числе обнаруженных формаций в разных природных районах (в Зарасайском районе в 1952 г. обнаружено 29 луговых и низинно-болотных формаций, в то время как в бывшем Швенчюнейском районе — лишь 19 формаций). Средняя физико-географическая область по свойствам торфа считается наиболее богатой областью, но в то же время нужно сказать, что, например, Капсукаский, типичный для этой низменности район, совсем мало отличается от Зарасайского района Юго-восточной области, а бывший Линкуваский район, принадлежащий к Средне-Литовской низменности, по существу более похож в этом отношении на районы флювиогляциальной равнины (№ 11, 13), которые расположены в юго-восточной части Литвы. К этой группе принадлежат также равнины,

¹ Нами дана условная нумерация геоботанических районов.

Как можно судить по ранее опубликованной работе (Брундза, 1962), указания на содержание питательных элементов уже дают некоторые менее распространенные формации, по более надежными в этом отношении являются более мелкие ценозные еди-

Как можно судить по ранее опубликованной работе (Брундза, 1962), указания на содержание питательных элементов уже дают некоторые менее распространенные формации, по более надежными в этом отношении являются более мелкие ценозные еди-

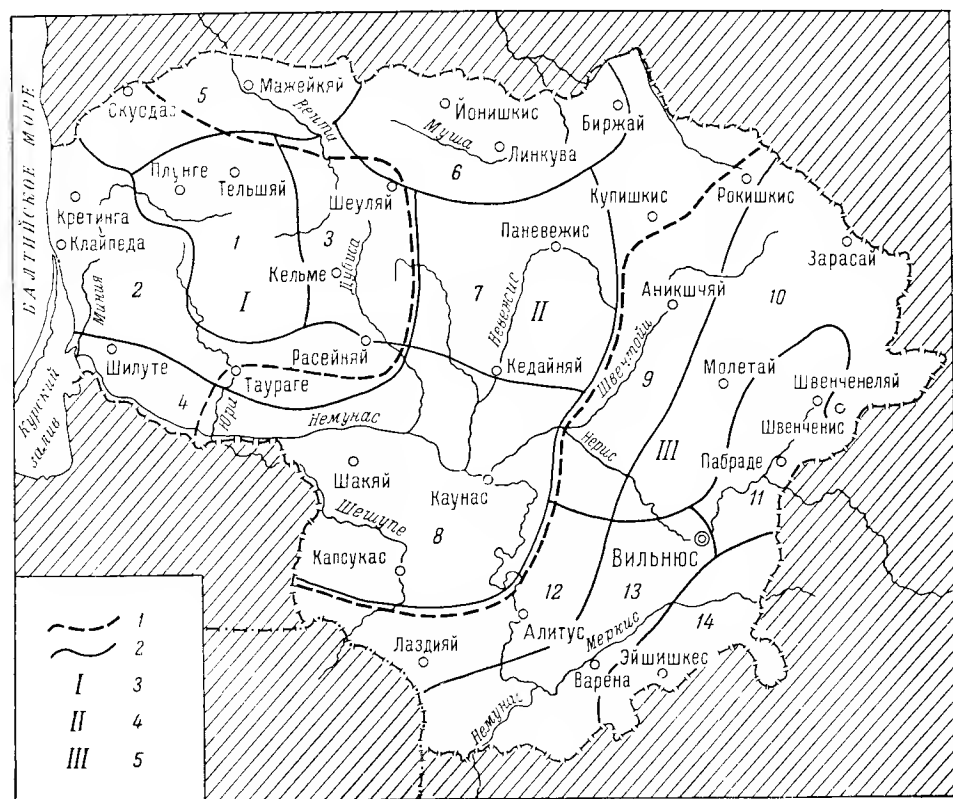


Рис. 1. Схема физико-географических областей и геоботанических районов Литовской ССР.

1 — границы физико-географических областей; 2 — границы геоботанических районов; 3 — Западная физико-географическая область; 4 — Средняя физико-географическая область; 5 — Юго-восточная физико-географическая область.

Общее число видов как удобное для учета пидикационное свойство, конечно, не имеет абсолютного значения, ибо в антропогенных ценозах, особенно в умеренно увлажненных местах, большое число видов указало бы не на богатство почвы, а, наоборот, на ее бедность.

В цензе большое индикационное значение имеют не только виды, но и густота индивидов, их количество на одной пробной площадке. Но так как точных исследований с подсчетом числа индивидов у нас не было проведено, мы при исследовании цензов отмечаи обилие индивидов, придерживаясь шкалы Друде, при чем балл $sp. 1$ считали основным мерилом и приравнивали к числу 1, $sp. 2$ — к 2, $sp. 3$ — к 3, $cor. 1$ —

к 6, сор. 2 — к 10, сор. 3 — к 14 (соответственно прогрессивному возрастанию количества индивидов при сор. 1-3).

Полученное для одного участка общеслагаемое число мы называем общей степенью густоты индивидов для исследуемого участка. При сопоставлении густоты индивидов в одном варианте формирования *Caricetum diandrae* с содержанием фосфора в том же варианте была обнаружена яркая параллель в колебании между первым и вторым признаком на отдельных участках этого варианта. Это особенно отчетливо проявлялось в более богатом варианте (см. рис. 2). Число видов более богатого фосфором варианта оказалось также на всех участках выше, чем в бедном по фосфору варианте, хотя точной параллели среди отдельных проб и не обнаруживалось.

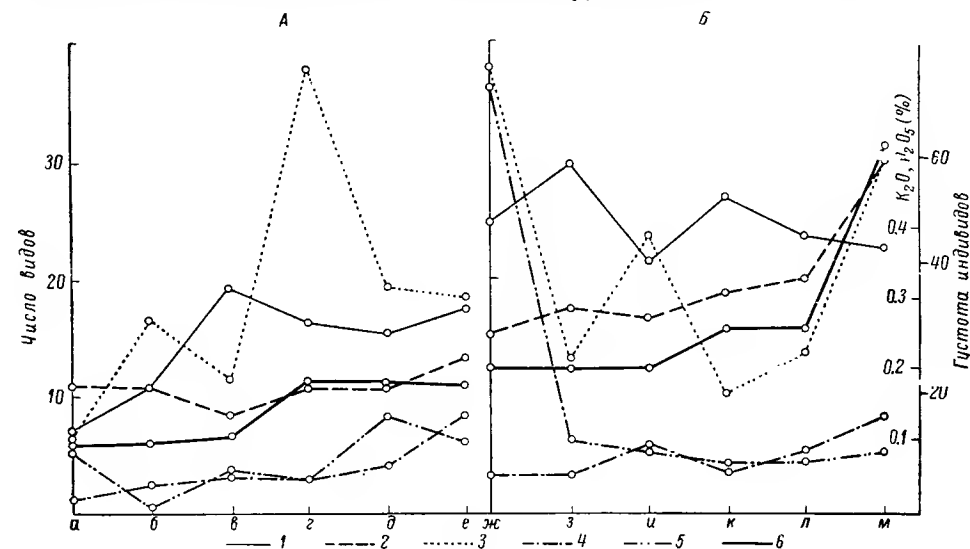


Рис. 2. Комплексная диаграмма двух эдафических вариантов *Caricetum diandrae*.

А — вариант фосфоромезострофный; Б — вариант фосфорострофный; а-м — конкретные уча-
стки, для которых определялось сочетание экологических факторов: 1 — число
индивидов; 2 — количество золы; 3 — количество K_2O ; 4 — количество CaO ; 5 — количество P_2O_5 .

В заключение можно высказать предположение, что при наличии данных лабораторного химического анализа лишь для одного участка возможно будет по стандартному аналогу судить о точном количестве этого химического элемента на других участках уже без химического анализа, основываясь только на закономерности заранее установленных корреляций между растительностью и средой произрастания. Таким образом, геоботанический метод может быть применен для проведения детальной паспортизации болотных лугопастбищных угодий с указанием их химических свойств.

Л и т е р а т у р а

Бахулин А. Б., А. И. Теряева. (1952). Агрохимическая характеристика видов торфа. Докл. ВАСХНИЛ. 10. — (Брундза К.) Brundza K. (1961). Lietuvos TSR augalinės dangos geografinio padalinimo bruožai. (Резюме: Очерк географического подразделения растительного покрова Литовской ССР). Lietuvos TSR MA Botanikos instituto straipsnių rinkinys. — Брундза К. (1962). Экология типов лугов некоторых районов Литовской ССР. Вопросы ботаники, II. — Брундза К. (1964). О применении ландшафтно-геоботанического метода для установления количества питательных элементов в верхних слоях низинно-торфяных почв. — В ктоторов С. В., Е. А. Востокова. (1961). Основы индикационной геоботаники. — Малакаускене О. (1964). Очерк растительности низинного болота Жувинтас. Монография озера и болота Жувинтас. — Физическая география Литовской ССР. (1958) (на литовском языке).

Институт ботаники
Академии наук Литовской ССР,
Вильнюс.

(Получено 12 VI 1964).

И. В. Крюкова

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ ДЛЯ КРЫМА БОБОВЫХ

С 1 рисунком

Несмотря на то что флора Крыма давно привлекала к себе внимание исследователей, она все еще не может считаться полностью изученной. Данная статья содержит сообщение о новых интересных флористических находках, сделанных в пределах Крымского полуострова.

1. *Calophaca volgarica* (L. f.) Fisch. Этот новый для флоры Крыма род и вид был известен до сих пор только из некоторых районов юго-восточной Украины и Нижней Волги. Нами он был найден летом 1963 г. на обрывистом берегу Донузлавского озера (Тарханкутский полуостров Крыма, см. рисунок). Вид представлен здесь несколькими группами кустов 50—70 см высоты, приуроченных к выходам известняков. 23 июня растения уже отцвели и несли лишь единичные незрелые бобы.



Распространение в Крыму *Astragalus setosulus* Gontsch. (1), *Calophaca volgarica* (L. f.) Fisch. (2), *Caragana scythica* (Kom.) Pojark. (3), *Medicago marina* L. (4) и *Trifolium speciosum* Willd. (5).

Пунктиром обозначены горы выше 700 м над ур. м.

По соседству с крутыми склонами, на которых растет *Calophaca volgarica*, расположены участки чрезвычайно выбитой скотом каменистой степи с преобладанием в травостое *Festuca sulcata* Hack., *Artemisia caucasica* Willd., *Thymus moldavicus* Klok., *Pimpinella lithophila* Schischk. Сходные условия произрастания характерны для этого вида и в основной части его ареала (Борисова, 1945; Висюлина, 1954).

2. *Caragana scythica* (Kom.) Pojark. была известна прежде в литературе как *C. grandiflora* DC. var. *scythica* Kom. Кроме ряда морфологических особенностей, *C. scythica* характеризуется самостоятельным, изолированным от *C. grandiflora* ареалом, распространяющимся на Бессарабию, южную часть Причерноморья и самую западную окраину Нижне-Донских степей. Что же касается *C. grandiflora*, то этот вид произрастает в ряде районов Кавказа, Средней Азии и Курдистана.

До сих пор ни во «Флоре СССР», ни во «Флоре Крыма», равно как и ни в каких других сводках ¹ *Caragana scythica* не указывалась для Крыма. Единственное упоминание о произрастании этого растения в Крыму имеется у И. К. Пачоского (1915). Он отмечает нахождение *C. grandiflora* var. *scythica* на каменистой степи в 8 верстах от д. Ай-Бары (Войково). Однако Н. М. Чернова (1960) при обработке рода для «Флоры Крыма» посчитала указание Пачоского ошибочным, а потому не включила этого растения в число видов крымской флоры.

¹ Флора УРСР, VI (1954). — Федченко Б. А. и А. Ф. Флеров. (1910). Флора Европейской России. — Шмальгаузен И. Ф. (1895). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1.

Новые данные позволяют разрешить вопрос о произрастании *C. scythica* в Крыму положительно. В 1960 г. этот вид был собран И. Н. Котовой на Тарханкутском полуострове, в верховьях Донузлавского озера, а в 1961 г. — в окрестностях с. Привольное Первомайского района. Последнее местонахождение расположено в 18—20 км от с. Войково, упомянутого Пачоским. По-видимому, им была найдена действительно *C. scythica*.

Собранные Котовой растения хорошо отличаются от единственной, приводимой в дикорастущем состоянии для Крыма *C. frutex* (L.) Koch мелкими, сильно опушенными листочками с гораздо менее выраженной главной жилкой, а также размерами всего растения (10—12 см) и значительно меньшей его колючестью. Экземпляры *C. scythica* кажутся почти неколючими, так как имеют колючки очень немногочисленные, тонкие и короткие. Это последнее обстоятельство отличает их также от pontической *C. mollis* (DC.) Bess. При сравнении сборов Котовой с типом вида *C. scythica* (Kom.) Pojark. (экземпляр О. Егоровой с Перекопа) они оказались тождественными. Хранятся гербарные материалы Котовой в Никитском ботаническом саду.

Местообитанием *C. scythica* в обоих пунктах ее произрастания является сильно каменистая степь на каштановой почве, сформировавшейся на сарматских известняках. В верховьях Донузлавского озера это типчаково-молочайно-полянная степь с преобладанием в травостое *Festuca sulcata* Hack., *Artemisia caucasica* Willd., *Euphorbia petrophila* C. A. M., *Thymus moldavicus* Klok., *Bromus riparius* Rehm., *Koeleria gracilis* Pers., местами с примесью *Astragalus tauricus* Pall., *Pimpinella lithophila* Schischk., *Paronychia cephalotes* (M. B.) Bess. и других видов. Близ с. Привольное *C. scythica* произрастает в чабрецово-типчаково-молочайной ассоциации, где ведущая роль принадлежит *Euphorbia seguieriana* Neck., *Festuca sulcata* Hack., *Koeleria brevis* Stev., *Agropyron pectiniforme* Roem. et Sch., *Thymus dzevanovskii* Klok., *Artemisia lerceana* Web., с меньшим участием других видов. На обоих участках *C. scythica* встречается в виде единичных экземпляров и только в вегетативном состоянии, что, по-видимому, объясняется большой выбитостью степи скотом.

В гербарии Ботанического института АН СССР хранится еще один гербарный лист этого вида из Крыма, собранный и определенный в 1955 г. М. Г. Поповым, Д. Н. Добровичем и А. И. Барбаричем; ими же растения были найдены и на каменистой степи у с. Черноморского в цветущем состоянии.

Новые местонахождения *C. scythica* (см. рисунок) расширяют общий видовой ареал, к которому теперь прибавляется Тарханкутский полуостров Крыма.

3. *Medicago marina* L. Этот довольно распространенный на побережьях Средиземного и Черного морей литоральный вид был известен в Крыму только по старым сборам Федосеева и Траншеля близ Севастополя. С тех пор растение это никем больше в пределах Крыма не отмечалось, что дало основание Н. М. Черновой (1960) высказать предположение о его заносном, случайном характере. В настоящее время такое предположение можно полностью отвергнуть, так как *M. marina* была найдена нами в двух новых местонахождениях: на песчаном берегу моря, у восточного края пересыпи Донузлавского озера (1960 г.) и на приморских песках в самой западной части Тарханкутского полуострова, близ с. Оленевка (1963 г.).

В обоих случаях *M. marina* произрастает на почти голых, лишенных растительности песках по соседству с *Astragalus virgatus* Pall. и такими типично литоральными растениями, как *Elymus sabulosus* M. B., *Eryngium maritimum* L., *Elytrigia juncea* (L.) Nevski. На берегу Донузлавского озера *M. marina* прекрасно развивается, образует целые куртинки, обильно цветет и плодоносит. На побережье близ Оленевки она найдена в месте заготовки песка. Встречается хотя и часто, но лишь по одному-несколько экземпляров, причем только в вегетативном состоянии.

На крымском побережье есть и другие пункты (например, окрестности Феодосии), очень близкие экологически и фитоценоотически к вышеупомянутым, однако там *M. marina*, несмотря на специальные поиски, пока не обнаружена. Таким образом, крымская часть ареала этого вида ограничивается западной частью полуострова, от Севастополя до Оленевки.

4. *Astragalus setosulus* Gontsch. — эндемичный крымский вид, известный до сих пор только из классического местонахождения на юго-западном склоне горы Демерджи, близ Алушты. Летом 1963 г. этот редкий астрагал был найден нами в двух новых пунктах Южного берега: на горе, увенчанной скалой «Свидание», в 6 км севернее с. Приветное Алуштинского района, на высоте около 750 м над ур. м., и в окрестностях Судака. Интересно, что в обоих новых местонахождениях *A. setosulus* обитает на конгломератах (как и на горе Демерджи) в очень сходных не только почвенных, но и фитоценоотических условиях. На горе Демерджи и близ скалы «Свидание» этот астрагал произрастает в трагакантыке из *Tragacantha arnancantha* Stev., вместе с *Thymus hirsutus* M. B., *Onosma tauricum* Willd., *Psephellus declinatus* (M. B.) Stank., *Medicago glandulosa* David., *Cerastium biebersteinii* DC. и другими видами. Местонахождение у скалы «Свидание» отличается обилием (почти в равной степени с трагакантом) эндемичного *Salvia adenosachya* Juz., значительным присутствием в травостое *Artemisia caucasica* Willd., а также тем, что здесь *Astragalus setosulus* встречается в значительно большем количестве экземпляров, чем в других местах. Условия обитания астрагала в окрестностях Судака несколько отличаются от описанных выше. Здесь он растет на высоте около 200 м над ур. м., на дне широкого овражка близ дороги. Основу травостоя составляют *Thymus callieri* Borb., *Medicago glandulosa* David., *Teucrium chamaedrys* L., *Onosma polyphyllum* Ldb., *Hedysarum tauricum* Pall., с небольшим участием *Tragacantha arnancantha* Stev. и других видов.

Ф. Х. Бахтеев

HORDEUM LAGUNCULIFORME S. STR. ИЗ ШВЕЙЦАРСКИХ НЕОЛИТИЧЕСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ

С 3 рисунками

Во втором выпуске «Проблем Ботаники» Е. Н. Синская (1955) опубликовала статью о происхождении пшеницы. С целью подкрепления своей концепции она сделала некоторые замечания в отношении происхождения культурных форм ячменя и, в частности, ссылается на исследования О. Геера (Heer, 1865), описавшего ископаемые зерновки ячменя. Согласно Гееру, это был ячмень шестирядный, пленчатый, коротко-

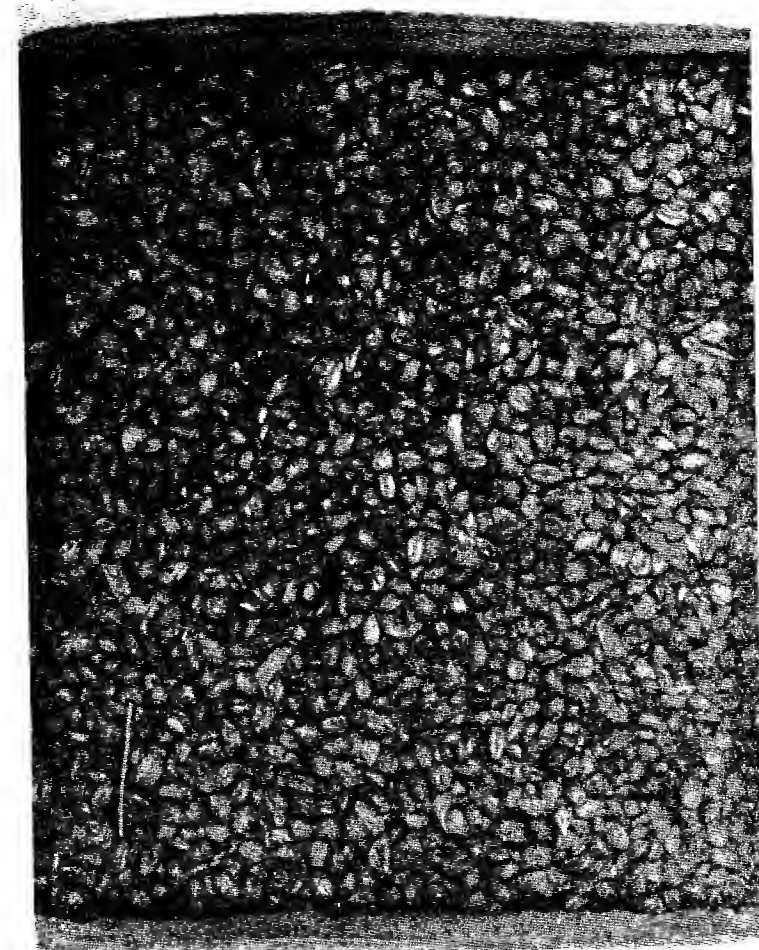


Рис. 1. Образец 333/9 из коллекции Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

колосый и очень плотноколосый, с мелкими колосьями и мелким зерном, сравнительно округлых очертаний, напоминавший синхронную ему пшеницу *Triticum antiquorum* Heer. Исходя из приведенных литературных сведений, Синская сделала некоторые совершенно неожиданные выводы.

Прежде чем остановиться на этих выводах, следует отметить, что, будучи весьма заинтересованным в личном просмотре соответствующего ископаемого зернового материала, я обратился в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР. Сотрудницей лаборатории П. А. Ильинской мне был предложен для ознакомления образец обуглившихся зерновок, числящийся в коллекциях лаборатории за № 333/9. Этот образец (рис. 1) в свое время был

Несмотря на некоторые различия в видовом составе, фитоценозы, в которых встречается *A. setosulus*, имеют много общего. Везде они сформировались на сильно каменистом субстрате, образовавшемся при выветривании конгломератов, с многочисленными выходами скал. Всюду главную роль в их составе играют гемиксерофиты и ксерофиты, преимущественно с восточносредиземноморскими географическими связями. Трагакантники же, с которыми тесно связан в своем произрастании *A. setosulus*, являются характерным компонентом растительности Восточного Средиземья и в особенности районов Передней и Средней Азии.

Нахождение в Крыму *A. setosulus* представляет большой ботанико-географический интерес. Вид этот чрезвычайно близок к *A. sphaeranthus* Boiss., известному только из горного юго-западного Ирана. А. Г. Борисова (1951, 1960), как и ряд других авторов, отмечает почти полную их тождественность. Сравнение нашего материала с описанием, данным Буассье (Boissier, 1872) для *A. sphaeranthus*, подтверждает некоторые различия между упомянутыми видами. Кроме более крупных размеров всего растения и более длинных цветоносов, все наши экземпляры имеют венчик, превышающий по длине чашечку, в то время как у *A. sphaeranthus* он короче чашечки.

Разрыв ареала между этими весьма близкими видами, по-видимому, нельзя объяснить случайным заносом. *A. setosulus* отнесен Н. Ф. Гончаровым к курдистано-армяно-иранской секции *Stereotrix* Bge., представленной в СССР, кроме нашего вида, только одним *A. brachypetalis* Trautv. из Горной Туркмении и Южного Закавказья. Обитание в Крыму *A. setosulus* можно объяснить древними связями горного Крыма (так же, как Горной Туркмении и Южного Закавказья) со странами Передней Азии. Об этом же, по-видимому, говорит и факт тесной фитоценотической связи *A. setosulus* с трагакантом.

5. *Trifolium speciosum* Willd. Это редкое в Крыму растение было известно только по старому сбору Х. Х. Стевена под Аю-Дагом. В последние годы его там же отметила Г. Т. Шимкус (1960), занимавшаяся изучением крымских клеверов. В июне 1963 г. *T. speciosum* был обнаружен нами на холмах у северо-восточного подножия горы Бабуган, а также Л. В. Махаевой в 4 км восточнее с. Малореченское (см. рисунок).

Всюду местообитанием *T. speciosum* являются сухие шиферные холмы, поросшие дубовым (*Quercus pubescens* Willd.) или грабинниково-дубовым лесом шиблякового типа. В травянистом покрове таких шибляков местами заметную роль играют *Festuca sulcata* Hack. и *Bromus riparius* Rehm. со значительным участием таких видов, как *Thymus callieri* Borb., *Crucianella angustifolia* L., *Trifolium leucanthum* M. B., *T. campestre* Schreb., *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Crupina vulgaris* Cass. и других. *T. speciosum* произрастает в подобных ассоциациях разреженно, в небольшом числе экземпляров, нормально цветет и плодоносит. Данные Буассье говорят о том, что подобные местообитания характерны для этого растения и в других частях его ареала.

T. speciosum — восточносредиземноморский вид. Он встречается в странах Балканского полуострова, на юго-западе Малой Азии, в Ливане, Сирии, Палестине, на Крите и в Сицилии, причем повсюду обитает на сухих холмах предгорий в зарослях кустарников. Восточная граница распространения вида проходит по Кавказу. Там *T. speciosum* приводится А. А. Гроссгеймом (1952) только в двух изолированных местонахождениях: на юге Армении и в Талыше. Большие разрывы между основной частью ареала и изолированными крымским и кавказским его участками, по-видимому, свидетельствуют о более широком распространении этого вида в прошлом.

Л и т е р а т у р а

Б о б р о в Е. Г. (1945). *Trifolium* L. Флора СССР, XI. — Б о р и с о в а А. Г. (1945). *Calophaca* Fisch. Флора СССР, XI. — Б о р и с о в а А. Г. (1961). Астрагалы и трагаканты Крыма. Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, XIV. — Б о р и с о в а А. Г. (1960). *Astragalus* L. Флора Крыма, II, 2. — Б о р и с о в а А. Г., Н. Ф. Г о н ч а р о в, М. Г. П о п о в. (1946). *Astragalus* L. Флора СССР, XII. — В и с ю л и н а О. Д. (1954). *Leguminosae* Juss. Флора УРСР, VI. — Г р о с с г е й м А. А. (1945). *Medicago* L. Флора СССР, XI. — Г р о с с г е й м А. А. (1952). Флора Кавказа, V. — П а ч о с к и й И. К. (1915). Описание растительности Херсонской губернии. — П о я р к о в а А. И. (1945). *Caragana* Lam. Флора СССР, XI. — Ф е д ч е н к о Б. А. и А. Ф. Ф л е р о в. (1910). Флора Европейской России. — Ч е р н о в а Н. М. (1960). *Leguminosae* Juss. Флора Крыма, II, 2. — Ш и м к у с Г. Т. (1960). Экология и географическое распространение дикорастущих клеверов Крыма. Бот. журн., 3. — Ш м а л ь г а у з е н И. Ф. (1895). Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1. — B o i s s i e r E. (1872). *Flora orientalis*, II. — С т о я н о в Н. и Б. С т е ф а н о в. (1948). Флора на България.

Никитский
ботанический сад, Ялта.

(Получено 17 IV 1964).

пришли самм Освальдом Геером Э. Л. Регелю и значится в каталоге как археологический материал, извлеченный из раскопок, произведенных близ местечка Робен-хаузен на берегу оз. Иффефингер в Швейцарии и датируемый неолитическим периодом. Весьма возможно, что этот археологический документ был в свое время просмотрен

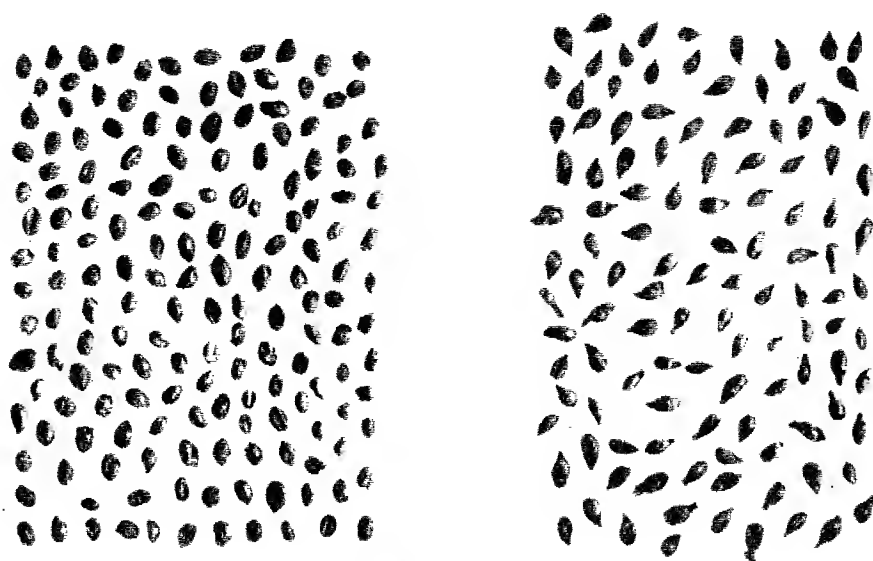


Рис. 2. *Triticum antiquorum* Heer, выделенный из образца 333:9 (а); *Hordeum lagunculiforme* s. str., выделенный из того же образца (б).

и К. А. Фляксбергером (1930), на исследование которого имеется ссылка в названной работе Гинсбурга.

Образец, который являлся объектом исследования, состоял из смеси обуглившихся зерновок пшеницы и ячменя. Ввиду отсутствия данных о количестве 200 г п. вероятно, и содержит в себе несколько тысяч зерновок. Ввиду того, что образец в значительной степени сохранил форму, так и частично раздробленные и деформированные.



Рис. 3. *Triticum antiquorum* Heer, выделенный из образца 333:9.

В результате просмотра микрофотографий и выделен из общей массы: а) часть зерновок пшеницы, выделенных из образца 333:9 (а); б) несколько колосков пшеницы, выделенных из образца 333:9 (б); в) часть зерновок ячменя, выделенных из образца 333:9 (в); г) часть зерновок ячменя, выделенных из образца 333:9 (г).

Не считая несомненно выделенных зерновок напутно выделенных из образца обуглившихся зерновок *T. antiquorum* и *T. aestivum*, о которых уже давно

известно из упомянутых работ Геера (Heer, 1865) и К. А. Фляксбергера (1930), хочу обратить внимание на выделенные зерновки ячменя.

Прежде всего следует подчеркнуть самый факт присутствия среди обуглившихся зерновок злаков из неолитических свайных построек Швейцарии ячменя с зерном бутылковидной формы. Как установлено, *H. lagunculiforme* имеет шестирядный колос, который по своей плотности может варьировать в значительных пределах. В отличие от современных сортов возделываемого ячменя у ископаемой формы *H. lagunculiforme* боковые плодущие колоски снабжены короткими ножками от одного до нескольких миллиметров. Размеры зерновок обычно колеблются от очень мелких (боковые) до сравнительно крупных (серединные).

С учетом уже известных в научной литературе сообщений о нахождении ископаемых зерновок *H. lagunculiforme* в Средней Азии, Закавказье, Крыму и на южной Украине установление наличия архаической формы «бутылковидного» ячменя на территории Западной Европы в неолите свидетельствует о широком географическом распространении его в культуре с древнейших времен.

Выводы, сделанные Спской в отношении древности восточноазиатских, точнее — китайских и японских форм возделываемого ячменя, в свете данного сообщения не подтверждаются; подтверждается точка зрения Н. И. Вавилова, считавшего, что ячмень юго-восточной Азии имеют вторичное происхождение, тогда как ячмень Передней Азии — первичный.

Л и т е р а т у р а

Бахтеев Ф. Х. (1956а). К истории культуры ячменя в СССР. В кн.: Материалы по истории земледелия СССР, сб. 2. — Бахтеев Ф. Х. (1956б). Ископаемая форма культурного ячменя *Hordeum lagunculiforme* mihl. ДАН СССР, 110, 1. — Бахтеев Ф. Х. (1958). Материалы к происхождению и филогении культурного ячменя *Hordeum sativum* s. l. Проблемы ботаники, III. — Бахтеев Ф. Х. (1959). Открытие *Hordeum lagunculiforme* Bacht. на территории Туркменской ССР. ДАН СССР, 129, 1. — Бахтеев Ф. Х. (1961). Дикий шестирядный ячмень *H. lagunculiforme* Bacht. на территории Таджикской ССР. Изв. АН Тадж. ССР, отд. с.-х. и биол. наук, 4 (7). — Бахтеев Ф. Х. (1962). Впервые найденный дикий шестирядный ячмень. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 5. — Бахтеев Ф. Х. (1962). О дикорастущем 6-рядном ячмене *Hordeum lagunculiforme* (тезисы). Юбилейный съезд чехословацких ботаников с участием гостей из заграницы. Прага. — Бахтеев Ф. Х. (1962). Новое звено в дикорастущем виде ячменя. Бот. журн., 6. — Бахтеев Ф. Х. и Е. М. Даревская. (1962). *Hordeum lagunculiforme* Bacht. и *H. spontaneum* C. Koch из Туркменской ССР. Бот. журн., 2. — Синская Е. Н. (1955). Происхождение пшеницы. Проблемы ботаники, II. — Фляксбергер К. А. (1930). *Triticum compactum antiquorum*. Изв. Гл. бот. сада СССР, XXIX, 1—2. — Вакхтеуев Ф. К. (1957). A fossil form of cultivated barley *Hordeum lagunculiforme* mihl. Ann. Roy. Agri. Coll., Sweden, 23: 309—314. — Вакхтеуев Ф. К. (1964). Origin and phylogeny of barley. Proceedings 1-st International Barley Genetics Symposium. Wageningen. — Heer O. (1865). Die Pflanzen der Pfahlbauten.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VI 1964).

УДК 582.738

И. С. Сафаров

КАСПИЙСКАЯ ГЛЕДИЧКА *GLEDITSIA CASPICA* DESF.

Род *Gleditsia* относится к семейству Цезальпиниевых *Caesalpiniaceae* и имеет 12 видов и форм, распространенных в тропиках и субтропиках юго-восточной Азии (5 видов, в Америке (северная и южная, 3 вида) и в Гирканской области (Северный Иран и Талыш, 1 вид).

Каспийская гледичка является деревом третьей величины, достигающим высоты 13—15 м и в диаметре до 40 см и более.

Листья перистосложные, колючки (видоизмененные побеги) острые, твердые, находятся в пазухах листьев. Цветет с конца мая до июля месяца, цветки находятся в кистях, нектароносные, цветение происходит как на ветках, так и на главном стволе. Каспийской гледички свойственно явление каулифлории, которое характерно для видов, растущих в тропиках и субтропиках (см. рисунок). Следует также отметить, что на каспийской гледичке С. А. Джафаровым (1957) описан гриб *Ganoderma applanatum* f. *australe*, который характерен для микофлоры тропиков юго-восточной Азии. Эти

и другие признаки, сближающие леса Талыша и тропиков, подробно описаны нами ранее (Сафаров, 1960).

Бобы плоские, широкие, прямые или изогнутые, длиной 20—25 см, тонкокожистые, сжатые с боков, трудно раскрывающиеся, сохраняются на деревьях до весны следующего года. 100 штук семян каспийской гледичии весят 232 г; в одном кг — 4304 штук семян. Всхожесть семян, обработанных концентрированной серной кислотой довольно высокая (85—90%). Сбор бобов нужно производить в ноябре и декабре, семена хранить в стеклянных баллонах.

Виды, входящие в род *Gleditsia*, характеризуются разорванностью своих ареалов, что свойственно всем третичным реликтам.

Каспийская гледичия встречается на Прикаспийской низменности и в нижней горной зоне Талыша. Наиболее крупные массивы сосредоточены в центральной части ареала — Гиляне и Мазандеране (Иран). В пределы СССР она заходит на 35—40 км.



Каулифлория у каспийской гледичии.

Леса с участием и преобладанием на отдельных участках каспийской гледичии встречаются в южной части Талыша, главным образом в Астаринском районе. По мере же удаления на север гледичия постепенно редет и уже в центральной части Талыша (в районе Ленкораньской) сводится на нет. Следовательно уменьшение гледичии в составе лесов Гирканской провинции происходит с юга на север. Особенность распространения каспийской гледичии, шелковой акации, самшита гирканского, железного дерева и некоторых других растений (постепенное убывание их в составе лесов по мере приближения к северным границам) говорит о том, что центр формирования всей гирканской третичной флоры находится на восточных склонах Эльбурса. Последний, будучи крупной горной системой, способствовал созданию на обращенных к Каспию склонах благоприятных условий для формирования влажной и теплолюбивой третичной флоры типа флоры юго-восточной Азии.

Как известно, по данному вопросу А. А. Гроссгейм (1936) придерживался другого мнения. Касаясь истории происхождения гирканской флоры он писал, что: «В существ, только *Albizia julibrissin* Durazz. может считаться тем гирканским типом, тропические корни которого пока не могут быть оспариваемы», и далее: «Все же остальные характерные для гирканской флоры роды (*Diospyros*, *Quercus*, *Gleditsia* и др.) несут явные следы северного, арктического происхождения».

Интересно отметить, что северная граница ареала распространения шелковой акации проходит в Талыше значительно севернее (около 20 км), чем граница каспийской гледичии, что может быть объяснено сравнительной ксерофильностью последней.

Каспийская гледичия и шелковая акация являются двумя древесными породами из семейства бобовых, входящими в состав лесных формаций Талыша. В других же районах Советского Союза ассоциациях, где в качестве лесообразующих пород принимали бы участие бобовые, не встречаются.

Во флоре СССР естественные насаждения каспийской гледичии представлены только в Талыше. Согласно Амджади (1958), каспийская гледичия в гирканской части Ирана встречается в ряде типов леса, в частности она характерна для ассоциаций

Alneto-Pterocaryetum, и для *Alnetum*, распространенных в прибрежной зоне Ирана. Кроме того, этот автор отмечает наличие каспийской гледичии в типе леса с преобладанием самшита *Buxetum*, где последний образует темный и сырой лес. Лет 40—50 тому назад каспийская гледичия играла существенную роль и в составе лесов низменности и предгорья южной части Талыша (Ленкоранская низменность).

По данным А. А. Гроссгейма (1926), в ряде типов леса каспийская гледичия была одной из лесообразующих пород; так, например, сводка (из 20 записей) характеризовалась следующим образом: 20 *Parrotia*, 14 *Carpinus*, 10 *Quercus*, 6 *Zelkova*, 5 *Diospyros*, 5 *Gleditsia* и т. д. В результате успешных рубок и раскорчевок насаждения этой ценной породы резко сократились.

Каспийская гледичия является довольно мезофильной породой, распространенной главным образом на наиболее увлажненных местах, с близким залеганием уровня грунтовых вод в приморской низменности, на верхних морских террасах и в предгорьях с легкими песчаными почвами.

Как правило, под насаждениями каспийской гледичии уровень грунтовых вод — 1.5—2 м. Она избегает сухие местообитания. Особенно хорошо развивается гледичия на аллювиальных почвах берегов рек, растет в смеси с такими мезофильными породами, как ольха, липа и др. В основных районах распространения каспийской гледичии, в Талыше, среднегодовая температура доходит до 14.6—15°, сумма осадков составляет 1300—1500 мм.

Шелковая акация, наоборот, предпочитает сухие места, крутые каменистые склоны с маломощными почвами, преимущественно южной и юго-восточной экспозиции. Каспийская гледичия и шелковая акация почти никогда не образуют совместных насаждений и в составе сложных комбинаций типов леса вместе почти не встречаются.

Каспийская гледичия растет также в дубово-железняковых насаждениях, но значительно реже, чем в приречных ассоциациях. Насаждения каспийской гледичии характеризуются обилием лиан, густо и хаотически опутывающих деревья. Здесь обычны также вечнозеленые кустарники иглика *Ruscus hyrcanus*, даная *Danae racemosa*, иногда падуб *Ilex hyrcana*.

Каспийская гледичия дает 2 прироста в год, причем пауза (покой) между ними в среднем составляет 20—30 дней. Ритм роста 5-летних деревьев каспийской гледичии в условиях Апшерона (в культуре; в см):

Первый прирост с 15 V по 23 VII	Второй прирост с 12 VIII по 15 X	Всего за год
12	4	16
19	23	42

Каспийская гледичия имеет сильно развитую горизонтальную корневую систему, длина которой доходит до 7—8 м. Диаметр боковых корней колеблется от 0.5 до 2.5—3 см. Стержневой корень развит слабее горизонтальных, глубина проникновения их не превышает 2—3 м.

Каспийская гледичия обладает хорошей способностью семенного возобновления, но под пологом леса обсеменение почти отсутствует, так как бобы ее заготавливаются на корм скоту; мешает также постоянная пастба скота, уплотнение и задернение почвы.

Семенное возобновление гледичии нами изучалось в южной части Талыша, на территории Астаринского района, на более или менее нетронутых пастбой участках. Приведем некоторые записи: Сюфская лесная дача, верхняя морская терраса, порослевое насаждение каспийской гледичии высотой 12—15 м, полнотой 04—05. В кустарниковом ярусе — алыча. Травяной покров дает сплошное покрытие. На площади 9 кв. м было 20 штук 1—2-летних экземпляров гледичии. На опушке леса возобновление идет еще более интенсивно, на площади 1 кв. м имелось 10 штук всходов в возрасте до 2 лет.

В тех местах, где всходы не повреждаются скотом, они хорошо развиваются и 1—2-летние экземпляры достигают высоты 15—35 см. На одной из пробных площадей размером 4 кв. м было подсчитано 10 штук подростка гледичии в возрасте 3—4 лет высотой 1.8—2.0 м и 16 штук 1—2-летних высотой 15—17 см. Таким образом, при условии защиты от скота на 1 га можно иметь 65—100 тыс. штук подростка гледичии. На участках, где производится пастба скота и насаждения имеют низкую полноту, естественное возобновление очень слабое, как например в приморской низменности (верхняя морская терраса), где в чистом насаждении гледичии полнотой 03 на пробной площади размером 10 кв. м было отмечено всего 3 экземпляра всходов. В целом обильное семенное возобновление каспийской гледичии имеет место в насаждениях средней полноты 05—06, понижение которой отрицательно сказывается на этом процессе.

В культуре широко распространена обыкновенная гледичия. Еще в «Энциклопедии русского лесного хозяйства» (1903) указывалось, что обыкновенная гледичия широко разводится в южных районах России, куда она впервые была ввезена в XVIII в. (1760 г.). В благоприятных условиях культуры деревья обыкновенной гледичии достигают крупных размеров. В городском парке Ленкорани она достигает 45 м высоты и 1 м в диаметре. Значительно позже (1820—1821 гг.) начали культивировать другие виды гледичии (*G. japonica* Miq., *G. sinensis* Lam.), но в меньших размерах.

Каспийская гледичия впервые была введена в культуру в Крыму (в Никитском ботаническом саду) в 1818 г. Позже культура этой оригинальной породы стала рас-

пространяться в южных районах РСФСР, СССР и в Средней Азии, в районах Закавказья. За последнее время культура каспийской гледичии в опытных целях внедрена нами в Куба-Хачмаской низменности, на Апшероне и в других районах. За пределами СССР каспийская гледичия культивируется в Северной Америке и Южной Европе.

В хозяйственном отношении каспийская гледичия ценна прежде всего как декоративное растение, а также является прекрасной породой для создания живых изгородей, хорошо переносит подрезку. Древесина очень крепкая, широко применяется в подводных постройках и на поделочных работах.

Каспийскую гледичию можно рекомендовать для посадки при создании защитных лесных полос, на опушках их, особенно в степных, безлесных районах, где требуется усиление охраны лесополос от скота и самовольных порубок. Каспийская гледичия как декоративная порода также хороша для аллейных посадок и особенно вдоль дорог. Гледичия является медоносным растением.

Учитывая, что естественные насаждения каспийской гледичии в Талыше с каждым годом уменьшаются, целесообразно установить запрет на рубку деревьев гледичии, а также шелковой акации и других третичных реликтов гирканики, которые находятся накануне окончательного уничтожения.

Л и т е р а т у р а

А м д ж а д и (1958). Climat général et types forêts de l'Iran. Bull. Soc. roy. forest. Belg., 2. — Г р о с с г е й м А. А. (1926). Флора Талыша. — Г р о с с г е й м А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Г у л и с а ш в и л и В. З. (1958). Противоречивые особенности в наследственности реликтовых древесных пород и их значение для развития растительных организмов. Изв. АН СССР, сер. биол., 3. — Д ж а ф а р о в С. А. (1957). Представители грибов рода *Ganoderma* на реликтовых древесных породах Талыша. Изв. АН Азерб. ССР, 5. — С а ф а р о в П. С. (1960). О связи между лесами тропиков и Талыша. Бот. журн., 8. — Ф а й з у л д а е в К. В. (1961). Пятродукция видов рода *Gleditschia*. Узбекский биол. журн., 2. — Э н ц и к л о п е д и я русского лесного хозяйства. (1903).

Баку.

(Получено 24 III 1962).

УДК 582.282 (471.505)

Б. А. Томшин

ШЛЯПОЧНЫЕ ГРИБЫ НЕКОТОРЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ «ДЕНЕЖКИНА КАМНЯ» (СРЕДНИЙ УРАЛ)

Излагаемые ниже сведения были получены в результате исследования шляпочных грибов¹ на территории бывшего заповедника «Денежкин Камень». Полевые работы проводились там в июле—августе 1962 г. в составе комплексной экспедиции по спорным растениям Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Район исследований, лежащий на 60°19'—60°35' с. ш. и 59°30'—59°46' в. д., по характеру физико-географических условий принадлежит к Среднему Уралу и располагается в северной части Свердловской области в 45—50 км от железнодорожной станции Северо-Уральск.

Климат района Денежкина Камня кратко может быть охарактеризован следующим образом.² Годовое количество атмосферных осадков, выпадающих здесь, достигает 659 мм у подножья гор и 900 мм в высокогорьях. При этом наибольшее их количество выпадает летом. Устойчивый снеговой покров сохраняется в течение 6—7 месяцев и достигает у подножья гор 130 см толщины.

Среднегодовая температура в предгорных районах Денежкина Камня (измерения производились в с. Всеволодо-Благодатское, т. е. на расстоянии 20—30 км от района исследований) равняется —4°. Наивысшая среднемесячная температура, равная +17°, наблюдается в июле; самая низкая —18.4° — в декабре. Количество дней с морозом — 230.

¹ Вслед за Б. П. Васильковым (1955) в эту группу я включаю не только «истинные» шляпочные грибы порядка *Agaricales*, но и некоторые другие макромицеты из порядков *Arhylophorales* и *Pezizales*.

² Все данные, касающиеся физико-географических условий района исследований, почерпнуты из работ П. Л. Горчаковского (1950), а также В. В. Виноградова и П. В. Семечкина (1959). Сведения о растительности даются также и на основании литературных данных (Игошина, 1931, 1944, 1952; Горчаковский, 1950, 1954; Красовский и Скворцов, 1959).

В геоморфологическом отношении район Денежкина Камня представляет собой горный узел, достигающий в поперечнике 13—15 км и расчлененный в результате денудации на ряд ныне обособленных гор, которые здесь называют камнями, сопками и увалами. Помимо горы Денежкин Камень, в состав горного узла входят: Белкинский Увал, Вересовый Увал, Кулаковский Увал, Пихтовый Увал, Желтая Сопка, Шарпинская Сопка, Журавлев Камень и Рублев Камень. Наибольшей высотой отличается гора Денежкин Камень — 1493 м.

Основные породы, складывающие эту горную систему, представлены преимущественно пироксинитами и дунитами.

Почвы района исследований представлены в общем следующими типами. Предгорья и нижние части склонов покрыты горно-подзолистыми почвами средней тайги. Выше по склону располагаются горно-лесные кислые неоподзоленные или слабо оподзоленные почвы. Верхние части склонов высоких гор покрыты дерновыми горно-лесными, горно-тундровыми и дерновыми горнолуговыми субальпийскими и альпийскими почвами.

Что же касается растительности, то территория Денежкина Камня, согласно схеме ботанико-географического районирования, предложенной К. Н. Игошиной (1961), должна быть отнесена к восточной провинции подзоны средней тайги. Наиболее характерными растительными группировками здесь являются лиственнично-еловые и елово-лиственничные леса. Согласно данным П. Л. Горчаковского (1950), а также Л. П. Красовского и А. К. Скворцова (1959), высота распространения горно-таежного пояса не превышает 700—800 м. Выше идет пояс лесотундровой и тундровой растительности. Наконец, самые верхние части наиболее высоких гор заняты гольдами.

Несколько слов об истории изучения грибов района Денежкина Камня. До последнего времени мы имели только две работы, посвященные этому вопросу, — Н. В. Сорокина (1876) и Н. Т. Картавенко (1961). В первой лишь вскользь упоминается о 14 видах грибов, преимущественно микромицетах, во второй — о двух видах трутовиков. В отношении же грибов как компонентов растительности Денежкина Камня никаких работ вообще не имеется. Данная статья является первой попыткой охарактеризовать в этом отношении основные растительные сообщества и дать некоторую характеристику флоры шляпочных грибов района исследований.

При этом необходимо отметить, что шляпочные грибы собирались автором только попутно с другими материалами по микофлоре и поэтому настоящая работа не может претендовать на полное освещение вопроса. Учитывая, однако, все сказанное относительно истории изучения грибов Денежкина Камня, надо думать, что и излагаемые данные значительно расширят сведения о шляпочных грибах этого района.

Переходя далее непосредственно к грибам, мне бы хотелось предварительно остановиться на вопросе о связи шляпочных грибов с различными древесными породами, поскольку это имеет непосредственную связь с распределением грибов по растительным сообществам. Последнее обстоятельство, как это известно, объясняется наличием у многих видов микоризной связи с цветковыми растениями, главным образом древесными.

Найденные на Денежкином Камне шляпочные грибы прежде всего должны быть разделены на микоризные и немикоризные. Микоризные в свою очередь подразделяются на виды, вступающие в микоризное сожительство с хвойными растениями вообще, на виды, образующие микоризу с елью, лиственницей, сосной, березой и осиной в отдельности, а также на виды, которые имеют микоризу как с хвойными, так и с лиственными породами.

Перечисленные группы микоризных грибов были выделены главным образом на основании литературных данных, прежде всего работ А. А. Ячевского (1933), Б. П. Василькова (1948, 1955), Л. А. Лебедевой (1949), Мозера (Moser, 1955) и особенно сводки Траппе (Trappe, 1962). К сожалению, сведения, которые можно почерпнуть из упомянутых выше работ, нередко разноречивы и потому в ряде случаев бывает довольно трудно решить, к какой из групп микоризных грибов следует отнести тот или иной вид. Нередко трудно решить даже вопрос, является ли соответствующий гриб вообще микоризным.

Показательно в этом отношении, например, то, что в сводке Траппе такие грибы, как *Hydnum repandum*, *Scutiger confluent*, *S. ovinus*, относятся к микоризным. В то же время А. С. Бондарев (1953) и Т. Л. Николаева (1961), занимавшиеся подробным изучением групп грибов, к которым относятся названные виды, ничего не говорят о том, микоризные они или нет. Таким образом, микоризный это гриб или нет, а если микоризный, то с какими древесными породами он связан, решить, основываясь на литературных данных, порой трудно. В этих случаях мне приходилось руководствоваться данными личных наблюдений в природе, а также советами известного специалиста по шляпочным грибам Б. П. Василькова.

Решить же вопрос о том, является ли гриб микоризным или немикоризным, а также к какой группе микоризных грибов он относится, часто очень важно, так как это позволяет понять, какие причины заставляют гриб селиться в тех или иных условиях. Распределение грибов по растительным сообществам зависит, однако, не только от микоризной связи гриба с цветковыми растениями. Внешние условия — влажность, освещенность и другие факторы — оказывают влияние на этот процесс (Васильков, 1938; Шенников, 1943; Васильева, 1959, и др.). В результате те или иные грибы могут в одних условиях встречаться, в других отсутствовать, несмотря даже на то, что соответствующие микоризобразующие древесные породы имеются и там и тут.

В других случаях влияние внешних условий проявляется только в степени обилия вида.

В качестве примера можно привести хотя бы масленок *Ixocomus bovinus*, который образует микоризу с сосной. На шлейфах и самых нижних частях склонов это самый распространенный и самый обильно представленный гриб, встречающийся главным образом на опушках лесов, на лесных дорожках и прогалинах. Несколько выше по склону обилие его резко падает, а далее он и совсем выпадает из растительного сообщества.

Или другой пример: *Boletinus asiaticus* на Денежкином Камне,¹ так же как и *Ixocomus bovinus*, принадлежит к числу наиболее распространенных и обильно представленных видов. Однако его распространение ограничивается нижними частями склонов. Выше по склону он постепенно замещается грибом *B. cavipes*. В самых верхних частях склона *B. asiaticus* встречается чрезвычайно редко.

Далее, такие грибы, как *Hygrophorus eburneus*, *H. lucorum*, *Tricholoma albatum* и др., по-видимому, приурочены к более осветленным лесным участкам со сравнительно негустым травяным покровом.

Наконец, такие виды, как *Auriscalpium fechtneri*, *Russula paludosa* и др., в условиях Денежкина Камня, по всей вероятности, предпочитают сравнительно более влажные местообитания — елово-лиственничные и лиственнично-еловые леса с покровом преимущественно из зеленых и сфагновых мхов.

Еловые леса в пределах Денежкина Камня не образуют чистых насаждений. В древесном ярусе здесь наряду с елью *Picea obovata* встречаются также лиственница *Larix sibirica*, сосна *Pinus silvestris* и кедр *P. sibirica*; изредка попадает пихта *Abies sibirica*. Почти во всех лесах, кроме того, в изобилии встречаются береза *Betula verrucosa* и осина *Populus tremula*.

В кустарничковом ярусе таких елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесов нередко присутствуют *Juniperus sibirica*, *Lonicera coerulea*, *Padus racemosa* (редко), *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus*, *Salix caprea*, *S. phylicifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Spiraea media*.

В кустарничковом ярусе, в зависимости от условий, преобладают *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и *V. uliginosum*. Наконец, травяной покров, опять-таки в зависимости от условий, образован многими видами типичных бореальных растений и среди них прежде всего *Calamagrostis arundinacea*, *C. obtusata*, *Carex globularis*, *Galium boreale*, *Goodyera repens*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium clavatum*, *L. selago*, *Majanthemum bifolium*, *Pirola rotundifolia*, *Trientalis europaea* и др. Местами в травяном покрове в изобилии встречаются зеленые (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.) и сфагновые мхи.

Что же касается грибов, то для елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесов Денежкина Камня наиболее характерны следующие спутники хвойных: ели — *Lactarius trivialis*, *Phlegmacium traganum* и *Scutiger ovinus*; лиственницы — *Boletinus asiaticus*, *B. cavipes*, *Hygrophorus lucorum* и др.; сосны — *Gomphidius rutilus*, *Ixocomus bovinus*; хвойных пород вообще — *Clitocybe clavipes*, *Gomphidius glutinosus*, *Hebeloma sinuosum*, *Lactarius deliciosus*, *L. rufus*, *Ramaria ochraceo-virens*, *Rozites caperata*, *Russula paludosa*, *Tricholoma focale*, *T. portentosum* и др.

Нередко в этих условиях встречаются и виды шляпочных грибов-спутников: березы — *Hydrocybe armillata*, *Krombholzia scabra*, *Lactarius resimus*, *L. torminosus*; осины — *Krombholzia aurantiaca* f. *aurantiaca*; хвойных и лиственных пород — *Amanita muscaria*, *A. vaginata*, *Dermocybe cinnamomeo-badla*, *D. cinnamomeo-lutescens*, *D. semisanguinea*, *Hydnum repandum*, *Hygrophorus eburneus*, *Lactarius flexuosus*, *Myxaciium collinitum*, *Russula decolorans*, *R. delica*, *R. emetica*, *R. foetens* и др.

Среди обнаруженных грибов имеется также немало видов, которые, по-видимому, не являются микоризными: *Cantharellula umbonata*, *Cantharellus cibarius*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Cystoderma cinnabarinum*, *Hydnum aurantiacum*, *H. compactum*, *H. suaveolens*, *Hygrocybe conica*, *Laccaria laccata*, *Lyophyllum fumosum*, *Omphalia umbellifera*, *Sarcodon fuligineo-albus*, *Spathularia flavida*, *Tricholoma albatum* и др.

Наконец, некоторые из встреченных грибов произрастают на растительных остатках. Так, на пнях и валежнике сосны встречались *Gymnopilus penetrans* и *Pleurotus cornucopiae*; на пнях и валежнике ели — опенок *Armillariella mellea*; на валежнике и пнях березы — *Fistulina hepatica*, *Panellus stipticus*, *Pleurotus ostreatus*; на шишках сосны — *Auriscalpium fechtneri*; на лесной подстилке — *Marasmius bulliardii*; на старых плодовых телах шляпочных грибов — *Collybia cirrhata* и др.

Перечисленные выше виды шляпочных грибов свойственны елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовым лесам Денежкина Камня вообще. Что же касается приуроченности тех или иных видов к определенным типам еловых лесов, а именно к черпичникам, брусничникам, зеленомошникам, сфагновым и т. д., то охарактеризовать эти сообщества по их грибным компонентам в настоящее время не только трудно, но часто и невозможно. Действительно, нередко в разных фитоценозах одной и той же ассоциации видовой состав шляпочных грибов далеко не всегда одинаков. Учитывая это, я не буду давать подробную характеристику грибному «населению» разных типов еловых

лесов, а лишь укажу виды, которые, по моему мнению, наиболее характерны для определенных условий.

Так, для елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесов, в травяно-кустарничковом ярусе которых преобладают брусника и зеленые мхи, наиболее характерны: *Krombholzia scabra*, *Laccaria laccata*, *Lactarius flexuosus*, *L. resimus*, *L. trivialis*, *Lyophyllum fumosum*, *Marasmius bulliardii*, *Myxaciium collinitum*, *Phlegmacium traganum*, *Russula delica* и др.

Для елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесов с покровом из сфагновых и зеленых мхов, по всей вероятности, более характерны следующие виды: *Auriscalpium fechtneri*, *Rozites caperata*, *Russula decolorans*, *R. paludosa* и др. Вообще же надо отметить, что видовой состав грибов во всех этих фитоценозах сравнительно бедный.

Что же касается обилия грибов, обнаруженных в елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесах, то наибольшим показателем отличались *Boletinus asiaticus*, *Cantharellus cibarius*, *Ixocomus bovinus*, *Krombholzia aurantiaca*, *K. scabra*, *Lactarius deliciosus*, *L. rufus*, *L. torminosus*.

Из перечисленных грибов особенно обильными были *Boletinus asiaticus* и *Ixocomus bovinus*, которые в некоторых местообитаниях давали буквально красочный аспект: первый гриб темно-малинового цвета; второй грязновато-светло-бурого цвета.

Довольно обильными были также *Amanita muscaria*, *A. vaginata*, *Cystoderma cinnabarinum*, *Gomphidius glutinosus*, *G. rutilus*, *Hydnum aurantiacum*, *H. compactum*, *H. suaveolens*, *Hydnum repandum*, *Hydrocybe armillata*, *Hygrophorus lucorum*, *H. eburneus*, *Myxaciium collinitum*, *Phlegmacium traganum*, *Ramaria ochraceo-virens*, *Russula decolorans*, *R. delica*, *R. paludosa*, *Spathularia flavida*, *Tricholoma albatum* и др.

С меньшим обилием встречались *Cantharellula umbonata*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Hygrocybe conica*, *Laccaria laccata*, *Panellus stipticus*, *Rozites caperata*, *Scutiger ovinus* и др.

Наконец, ряд видов: *Auriscalpium fechtneri*, *Collybia cirrhata*, *Fistulina hepatica*, *Gymnopilus penetrans* и некоторые другие встречались единично.

Говоря далее о лесах, расположенных выше по склону, в которых преобладание переходит от ели к лиственнице, следует отметить также и то, что здесь из древостоя совершенно выпадает сосна. Древесный ярус этих лесов, таким образом, образуют лиственница, ель, береза и осина. Что же касается других растительных ярусов, а именно кустарничкового и травяно-кустарничкового, то они не отличаются от таковых в описанных выше елово-лиственнично-кедрово-сосново-березовых лесах.

В отношении же грибов можно сказать, что здесь прежде всего чрезвычайно распространены спутники лиственницы *Boletinus asiaticus*, *B. cavipes*, и *Hygrophorus lucorum*. При этом в распространении названных видов наблюдается интересная особенность: в более низких местообитаниях преобладающим является *B. asiaticus*, по мере подъема в гору обилие его уменьшается, но зато увеличивается обилие *B. cavipes* и, наконец, в верхних частях склона *B. asiaticus* почти совсем исчезает. Характерной особенностью данных лесов является также полное отсутствие грибов-спутников сосны, поскольку последней в этом сообществе нет.

Из других видов шляпочных грибов здесь были найдены спутники: ели — *Lactarius trivialis*, *Phlegmacium traganum*, хвойных пород вообще — *Lactarius deliciosus*, *L. rufus*, березы — *Hydrocybe armillata*, *Krombholzia scabra*, *Lactarius torminosus*, осины — *Krombholzia aurantiaca* f. *aurantiaca*, хвойных и лиственных пород — *Amanita muscaria*, *A. vaginata*, *Hydnum repandum*, *Russula decolorans*, *R. emetica* и др. Из немикоризных грибов встречались *Cantharellus cibarius*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Cystoderma cinnabarinum*, *Hydnum aurantiacum*, *H. compactum*, *H. suaveolens*, *Hygrocybe conica*, *Laccaria laccata*, *Spathularia flavida* и др.

На старых плодовых телах шляпочных грибов нередко попадалась *Collybia cirrhata*; на валежнике *Betula verrucosa* — *Panellus stipticus*.

Верхние части гор Денежкина Камня заняты лиственнично-березовым редколесьем, горными тундрами и гольцами. В редколесье (наиболее распространенным здесь является редколесье с покровом из голубики и водяники) в древесном ярусе, помимо лиственницы *Larix sibirica* и березы *Betula tortuosa*, встречаются также ель *Picea obovata* и кедр *Pinus sibirica*.

Кустарничковый ярус редкий и состоит из *Betula nana*, *Juniperus sibirica*, *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus*, *Salix phylicifolia*, *S. pulchra*, *Sorbus aucuparia*.

В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Empetrum nigrum* и *Vaccinium uliginosum*. Менее обильно представлены *Arctostaphylos uva-ursi*, *Arctous alpina*, *Calamagrostis elata*, *Festuca supina*, *Galium boreale*, *Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.

В мохово-лишайниковом ярусе преобладают мхи *Hylocomium proliferum* и *Pleurozium schreberi*; лишайники *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и др. встречаются реже, чем мхи.

В отношении шляпочных грибов лесотундрового пояса прежде всего следует отметить, что здесь в сравнении с горно-таежным поясом резко уменьшается их видовой состав и обилие отдельных видов. Очень наглядно это проявляется на примере *Boletinus cavipes*, который, как это отмечалось выше, чрезвычайно обилен в верхней части горной тайги. В горной лесотундре он встречался редко. Что же касается видового состава найденных здесь грибов, то в большинстве случаев это обычные таежные виды, встречающиеся и в других растительных поясах. Единственным исключением

¹ Как уже говорилось выше, в это понятие включается вся территория бывшего заповедника, а не сама гора Денежкин Камень. В дальнейшем, с целью сокращения, я буду пользоваться этим названием именно в таком смысле.

является гриб *Lactarius repraesentaneus*, который в условиях Денежкина Камня встречается, по-видимому, только в субальпийском поясе.

Для рассматриваемого пояса также особенно характерно уменьшение видового состава немикоризных грибов, из которых здесь были найдены *Clitocybe infundibuliformis*, *Laccaria laccata* и *Omphalia umbellifera*.

Из других грибов, встречаемых в этих условиях, наиболее распространенными были *Amanita muscaria*, *Krombholzia scabra*, *Lactarius deliciosus*, *L. trivialis*, *Russula grisea* и некоторые другие. При этом *Krombholzia scabra* образует микоризу только с березой. *L. trivialis* — с елью; остальные виды — как с хвойными, так и с лиственными породами. Сравнительно более обильным из них был березовик *Krombholzia scabra*.

Высокогорные тундры на Денежкином Камне представлены целой группой ассоциаций, разделить которые на основании микологических данных в настоящее время не представляется возможным. В связи с этим тундры здесь рассматриваются, так же как и горная тайга, в целом, без выделения отдельных растительных группировок.

Растительность тундры представлена, как правило, кустарниковым, травяно-кустарничковым и мохово-лишайниковым ярусами. Однако в ряде случаев здесь произрастают и древесные породы: *Betula tortuosa*, *Larix sibirica*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. Особого (древесного) яруса они не образуют, но появление их в составе растительных сообществ влечет за собой появление ряда видов грибов вообще и микоризных шляпочных, в частности.

Кустарниковый ярус горных тундр образован в основном *Betula nana*; вместе с ней здесь нередко также *Juniperus sibirica*, *Salix arctica*, *S. glauca*, *S. phylicifolia*, *S. pulchra* и др.

Состав травяно-кустарничкового яруса претерпевает изменения в зависимости от условий местообитания. В общем же его составляют *Anemone biarmiensis*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Arctous alpina*, *Aster alpinus*, *Carex hyperborea*, *Dryas octopetala*, *Empetrum nigrum*, *Festuca supina*, *Juncus trifidus*, *Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* и др.

В мохово-лишайниковом ярусе наиболее часто встречаются: мхи — *Hylocomium proliferum*, *Dicranum undulatum*, *Polytrichum alpinum* и др., лишайники — *Cladonia alpestris*, *C. sylvatica*, *Cetraria islandica* и др.

Из шляпочных грибов для кустарниковой тундры наиболее обычны *Krombholzia scabra*, который встречается здесь в сравнении с другими видами с наибольшим обилием.

Характерной особенностью как *Krombholzia scabra*, так и некоторых других грибов горно-тундрового пояса следует считать явление «нанизма», т. е. уменьшения размеров плодовых тел. Эта особенность арктических грибов в СССР впервые была отмечена Б. П. Васильковым (1955). Из других грибов в высокогорной тундре встречались *Amanita muscaria*, *Clitocybe infundibuliformis*, *Gomphidius glutinosus*, *Laccaria laccata*, *Lactarius repraesentaneus*, *Russula grisea* и некоторые другие. Из них, как это отмечалось выше, *Clitocybe infundibuliformis* и *Laccaria laccata* — немикоризные грибы, остальные — микоризные; при этом *Amanita muscaria*, *Lactarius repraesentaneus* и *Russula grisea* образуют микоризу как с хвойными, так и с лиственными древесными породами, а *Gomphidius glutinosus* — с сосной (в данном случае с сибирской кедровой сосной *Pinus sibirica*) и елью.

Л и т е р а т у р а

Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — Васильева Л. Н. (1959). Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ. Полев. геобот., 1. — Васильков Б. П. (1938). Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях. Сов. бот., 4—5. — Васильков Б. П. (1948). Съедобные и ядовитые грибы. — Васильков Б. П. (1955). Очерк географического распространения грибов в СССР. — Виноградов В. В. и П. В. Семечкин. (1959). Государственный заповедник «Денежкин Камень». Тр. Гос. заповедн. «Денежкин Камень», 1. — Горчаковский П. Л. (1950). Высокогорная растительность заповедника «Денежкин Камень». — Горчаковский П. Л. (1954). Лесная растительность подольского пояса Урала. Сб. тр. по лесн. хоз., 2. — Игошина К. Н. (1931). Высокогорная растительность Среднего Урала. Журн. Русск. бот. общ., XVI, 1. — Игошина К. Н. (1944). Растительность Среднего Урала. Сов. бот., 6. — Игошина К. Н. (1952). Растительность субальп Среднего Урала. Геоботаника, 8. — Игошина К. Н. (1961). Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп. 1. Бот. журн., 2. — Картавенко Н. Т. (1961). Редкие виды грибов, обнаруженные на Урале. Бот. матер. отд. споровых раст., XIV. — Красовский Л. П. и А. К. Скворцов. (1959). Флора сосудистых растений заповедника «Денежкин Камень». Тр. Гос. заповедн. «Денежкин Камень», 1. — Лебедева Л. А. (1949). Определитель шляпочных грибов. — Никольева Т. Л. (1961). Ежовиковые грибы. Фл. споровых раст. СССР. — Сорокин Н. В. (1876). Материалы для флоры Урала. Тр. общ.

естествозн. при Казанск. ун-вер., 5, 6. — Шенников А. П. (1943). О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов. Сов. бот., 2. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Moser M. (1955). Kleine Kryptog.-Fl., IIb. Basidiomyceten, II. Die Röhrlinge, Blätter- und Bauchpilze (Agaricales und Gastromycetales). — Trappe J. M. (1962). Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. The bot. review, 28, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 II 1964).

УДК 581.526.53 (471.503)

Ю. Е. Алексеев

ФРАГМЕНТЫ ГОРНЫХ СТЕПЕЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

С 2 рисунками

Еще в начале нашего века В. П. Семенов-Тянь-Шанский (1914 : 105) отмечал, что Южный Урал «... представляет как бы лесной полуостров, с трех сторон окруженный морем степей». Однако в центре этой горной страны в значительном по площади массиве сосново-лиственничных лесов встречается и степная растительность. Наибольший интерес среди последней, по-видимому, представляют фрагменты горных степей, расположенные только на склонах южной экспозиции выше границы леса на высоте 650—1000 м над ур. м. Геоботаническое изучение их производилось автором в горах Южные Крака и Авдэкта в августе 1962 г.

Как известно, Южный Урал представляет собой вытянутую в меридиональном направлении горную систему, центральная и самая возвышенная часть которой имеет наиболее древний возраст (палеозой). С запада и востока горы окаймлены сложно расчлененными предгорьями, имеющими различный возраст отдельных своих частей. И. М. Крашенинников (Крашенинников и Кучеровская-Рожанец, 1941) относит район нашего исследования к области складчато-сбросовых хребтов нижнего девона и частично метаморфических сланцев, к области, имеющей сложное тектоническое и геоморфологическое строение. На этой территории сказывается значительное влияние расположенного западнее так называемого Уфимского подземного плато или горста, вызвавшего здесь нагромождение проходящих как в широтном, так и в меридиональном направлениях сбросовых и складчатых хребтов. Массив гор Ю. Крака, являющийся самым южным участком системы гор Крака, входит в так называемый пониженный район, расположенный к западу от южной оконечности антиклиналя Урал-Тау. Ю. Крака лежат между рр. Кага и Южный Узян, являющимися левыми притоками р. Белой. Они представляют собой разнообразно ориентированные хребты, раздвинутые или соединенные, для них характерна густая сеть маленьких рек и ручьев, прорезающих перидотитовые массивы хребтов (Богатырев, 1954). Горы Авдэкта, лежащие к югу от р. Ю. Узян, — небольшой массив меридионально ориентированных хребтиков. Наибольшие высоты района: в горах Ю. Крака — 850 м, в горах Авдэкта — 839 м.

Основной физико-географической особенностью Крака является четкое влияние экспозиции склонов на их почвы и растительность. Горные склоны южной экспозиции обычно круты и безлесны или заняты разреженными лиственничниками с примесью сосны. На склонах и на вершинах гор, несущих хорошо выраженные следы поверхностного смыва, развиты горно-степные почвы, одетые фрагментами горных степей (рис. 1). В нижних частях горных склонов, занятых в основном сосняками, расположены щебнистые темно-серые лесные почвы, сменяемые в ложинах черноземовидными или темно-серыми лесными почвами с малым количеством обломочного материала в профиле. Приводим описание фрагментарной горно-степной почвы на Крака (по Богатыреву № 191) под остепненным травяным покровом среди единичных сосен и берез. А 0—15 см. Темно-серый суглинок с поверхности (8 см) значительно задернован. В₁ 15—35 см. Буровато-коричневого цвета легкий суглинок с обилием щебня. В₂ глубже 35 см. Обилие щебня породы, пересыпанного значительным количеством мелкозема.

Реакция почвы в поверхностных горизонтах нейтральная, в более глубоких — слабо щелочная. Северные более холодные склоны гор несут только лесную растительность (сосновые леса с вкраплениями лиственницы), под которой развиты подзолистые почвы, одевающие целиком все склоны и спускающиеся к их подножью.

Климат района, по данным метеостанции Башкирского заповедника, находящейся на высоте 431 м, характеризуется следующими показателями: среднегодовое количество осадков 537 мм, среднегодовая температура +0.5°.

В ботанико-географическом отношении центральная часть Ю. Урала относится к району светлых лесов и березовых лесов хребта Урал-Тау и прилегающих к нему с запада менее возвышенных территорий. Растительность массива Крака в целом последовала мало. Как пишет И. М. Крашенинников (1941), междуречье Кага—Ю. Узян исследовалось Э. Э. Апкиной. Краткое описание сосновых и лиственничных

лесов этого района можно найти у М. И. Котова (1948) и И. П. Положенцева и А. М. Зигангирова (1960). Котов выделил также важнейшие ассоциации горных степей этого района без характеристики их местообитаний: *Dianthetum acicularis*, *Helictotrichetum desertorum*, *Stipetum joannis*, *Festucetum sulcatae*, *Poaetum stepposae*, *Cerasetum fruticosi*. Особое положение этих сообществ в рельефе, а также возможность охарактеризовать их как своеобразные горные кустарниковые каменистые степи заставляют кратко рассмотреть то содержание, которое вкладывалось в это название виднейшим исследователем Ю. Урала Крашенинниковым. По его мнению, подобного характера степная растительность формируется на элементах рельефа, где процесс современной эрозии приводит к сдвигу мелкоземистого субстрата и обнажению коренной породы. В таких условиях происходит перестройка травостоя степи, прежде всего его разреживание, а также обогащение ксерофильными степными элементами, биологически более приспособленными к нормальным условиям на каменистом и скалистом субстрате.



Рис. 1. Фрагменты горных степей на склонах южной экспозиции в горах Южные Крака (Урал).

ксерофитности в своей биологической организации, с длительным летним покоем, с наличием ряда южных элементов. Этот тип ассоциации совершенно непригоден для укоренения лесных пород» (Крашенинников, 1932: 19). Крашенинников вводит также понятие «горной луговой степи». Эти сообщества, в его понимании, развиты на некоторых предгорьях, в глубине горных долин, на грубом горном аллювии или на древних аллювиальных наносах среди березовых насаждений, под которыми находятся выщелоченные черноземы. К сожалению, Крашенинников не указывает гипсометрические отметки, при которых развиваются эти довольно мезофильные сообщества, видимо, что подобные «горные луговые степи» этот ученый назвал образно (вероятные их высоты 250—400 м) и поэтому их название не означает, что они образуют особый пояс растительности. Сравнение данных Крашенинникова и Сочавы (1945) позволяет заключить, что настоящими горными степями или точнее их фрагментами, видимо, следует считать естественные (первичные в настоящую эпоху) сообщества, образованные степными ксерофитами и занимающие вершины некоторых гор Среднего и Южного Урала. Сочава описал фрагменты горных степей выше 500 м над ур. м. на змеевпковых массивах Сугомак, Егозинская и Горанина гора (Кыштымский Урал) и выделил три основные группы фитоценозов, отличающиеся преобладанием типчака, ковылей или степных кустарников. Фактором безлесия горной степи, по его мнению, является плоскостной сдвиг мелкозема, приводящий к обнажению змеевпковой щебенки, имеющей щелочную реакцию, и созданию петрофильного варианта подтипа луговых каменистых степей по классификации Лавренко (1940).

Горные степи в районе гор Ю. Крака, по нашим исследованиям, можно кратко охарактеризовать следующим образом. Если подниматься по склонам южной экспози-

ции от пояса сосняков к вершинам гор, то последовательно будут меняться следующие фитоценозы: остепненный сосняк (*Pinetum stepposum*) — участки войничковых степей из *Calamagrostis epigeios* — горные каменистые степи с ковылями, типчаком и зарослями степных кустарников — овсецовые степи. Во всех степных сообществах вкраплены сосново-лиственничные парковые насаждения. Ввиду пестроты экологической обстановки наблюдается резкая смена растительных ассоциаций и незначительность площади, занимаемой каждой из них.

Остепненные боры (см. описание № 6), распространенные только на склонах южной экспозиции, образуют как бы переход от боров-зеленомошников (с господством в почвенном покрове *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus* sp.) к горным степям. Они лишены зеленых мхов и наводнены степняками. В продольных углублениях горных склонов обильны *Brachypodium pinnatum*, *Pteridium aquilinum* и *Calamagrostis arundinacea*. Последний вид по увлажненным складкам гор поднимается выше сосны в пояс горных степей. Выше узкой полосы остепненных боров, не пользующихся в общем широким распространением, встречается разрозненными участками довольно мезофильный вариант степей с преобладанием *Calamagrostis epigeios*, обремененный своим существованием эпизодическому выпасу. Выше фрагментов войничковых степей формируются овсецовые, ковыльные и кустарниковые степи, располагающиеся на одинаковых абсолютных высотах, но на склонах различной крутизны и каменистости.

Ассоциация *Helictotrichon desertorum* (рис. 2), отличающаяся небольшой флористической насыщенностью, занимает наиболее пологие горные склоны (с углом падения не более 20°), а также вершины гор, мягкие по форме седловины и перевалы хребтиков. Субстрат хорошо задернован и на поверхности мало обломков коренной породы. В этом сообществе местами значительную примесь образует степная вишня, не превышающая высоты 25—30 см (ассоциация *Cerasus fruticosa* — *Helictotrichon desertorum*, описание № 4, № 14). Замечательно то, что при внедрении клонов степной вишни никакого изменения флористического состава фитоценоза не происходит.

Овсецовые и вишнево-овсецовые степи связаны переходами со своеобразными горными каменистыми степями, которые сосредоточены на более крутых (угол падения склонов 35—40°) и одновременно более каменистых склонах, где имеется значительное количество обломочного материала. Кроме выходов коренных пород, каменистые степи занимают слабо задернованные делювиальные шлейфы в основании склонов. Для таких ксерофитных местообитаний характерны: *Dianthus acicularis*, *Alyssum tortuosum* (s. l.), *Centaurea sibirica*, *Artemisia frigida*, *Thymus serpyllum* (s. l.), *Schivereckia podolica*, *Poa stepposa*, *Festuca sulcata*.

В кустарниковых вариантах степей можно найти следующие виды: *Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Rosa cinnamomea*, *Spiraea hypericifolia*. Особенно обильны первые два вида, образующие караганники, вишеники и смешанные сообщества. Обе формации довольно разнообразны по своему флористическому составу, так как занимают различные местообитания. В непосредственной близости от групп сосен и лиственниц в их зарослях обычны *Polygonatum officinale*, *Fragaria vesca*, *Hieracium umbellatum*, *Aconitum anthora*, *Calamagrostis arundinacea*. На более крутых безлесных каменистых склонах среди кустарников резко возрастает число степных и скальных форм. Заросли становятся разреженными, а побеги низкорослыми. На каменистом субстрате можно выделить следующие ассоциации: *Caragana frutex*—*Cerasus fruticosa*, представляющую собой двухъярусное сообщество (описание № 7), *Cerasus fruticosa*—*Caragana frutex* и *Cerasus fruticosa*—ксерофильное разнотравье (описание № 11). Фитоценозы первых двух ассоциаций отличаются участием ковылей в травостое и занимают наиболее ровные, хотя и крутые склоны и связаны друг с другом постепенными переходами. Последняя же ассоциация (вишеник с разнотравьем)



Рис. 2. Ассоциация *Helictotrichon desertorum* среди разреженного лиственничника на хребте Южные Крака (Урал) на высоте 850 над ур. м.

Виды	№№ описаний					
	6	4	14	11	7	17
Деревья и кустарники						
<i>Pinus silvestris</i> L.	10	—	—	—	—	—
<i>Cerasus fruticosa</i> Pall.	—	sp.	sp.	sol.—sp.	sol.	sp.
<i>Caragana frutex</i> (L.) Koch	—	—	—	—	cop. ₂	—
Злаки и осоки						
<i>Agropyron intermedium</i> (Host) P. B.	—	rr.	—	rr.	sp.	cop. ₁
<i>A. repens</i> (Host) P. B.	sp.	sol.	—	—	—	—
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P. B.	—	—	—	—	sol.	rr.
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	cop. ₂	—	sol.	rr.	cop. ₂	rr.
<i>Festuca sulcata</i> Hack.	cop. ₂	sol.	—	sol.	sol.	sol.
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Pilger	—	cop. ₁	cop. ₁	cop. ₂	rr.	—
<i>H. schellianum</i> (Hack.) Kitagawa	—	—	—	—	sol.	—
<i>Koeleria gracilis</i> Pers.	—	sol.	—	—	—	—
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Simk.	—	rr.	rr.	sol.	sol.	—
<i>Poa stepposa</i> (Kryl.) Roshev.	—	cop. ₂	sol.	sp.	—	sp.
<i>Stipa capillata</i> L.	—	sol.	—	—	—	—
<i>S. joannis</i> Cel.	—	—	—	sp.	—	rr.
<i>S. dasyphylla</i> Czern.	—	sol.	—	cop. ₂	—	—
<i>Carex pediformis</i> C. A. M.	—	—	—	—	—	sp.
Бобовые						
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	un.	—	—	—	rr.	sol.
<i>Orobis vernus</i> L.	sol.	—	—	—	—	—
<i>Trifolium lupinaster</i> L. s. l.	sol.	rr.	—	—	—	—
Разнотравье						
<i>Achillaea millefolium</i> L.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	sol.
<i>Aconitum anthora</i> L.	—	—	—	—	un.	rr.
<i>Allium rubens</i> Schrad.	—	sol.	—	—	—	—
<i>Alissum tortuosum</i> W. K.	—	un.	sol.	—	—	—
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	un.	—	—	—	—	—
<i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	—	—	sol.	—	sp.	sol.
<i>A. frigida</i> Willd.	—	sp.	rr.	rr.	—	—
<i>A. sericea</i> Web.	—	sp.	sol.	—	sol.	—
<i>Asperula tinctoria</i> L.	—	—	—	—	un.	—
<i>Aster alpinus</i> L.	sol.	sol.	—	—	—	—
<i>Betonica officinalis</i> L.	—	—	—	—	—	sol.
<i>Centaurea ruthenica</i> Lam.	un.	—	—	sp.	—	—
<i>C. sibirica</i> L.	sol.	cop. ₃	rr.	sol.	—	—
<i>Cerastium arvense</i> L.	—	sp.	rr.	—	sol.	—
<i>Dianthus acicularis</i> Fisch.	—	sp.	—	—	—	—
<i>D. versicolor</i> Fisch.	sol.	rr.	rr.	—	—	—
<i>Echinops ritro</i> L.	sp.	sol.	rr.	sol.	—	—
<i>Fragaria viridis</i> Duch.	—	—	—	—	cop. ₁	sp.
<i>Filipendula hexapetala</i> Gilib.	sol.	sol.	sol.	—	cop. ₂	sol.
<i>Galatella angustissima</i> (Tausch.) Novop.	rr.	—	rr.	—	—	—
<i>G. trinervifolia</i> (Less.) Novop.	rr.	—	—	—	—	—
<i>Galium boreale</i> L.	—	—	—	—	rr.	sol.
<i>G. ruthenicum</i> Willd.	sol.	rr.	rr.	—	sol.	sp.
<i>Inula salicina</i> L.	—	—	—	—	sol.	sol.
<i>Libanotis sibirica</i> C. A. M.	sol.	rr.	—	—	sp.	un.
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	—	—	—	sol.	un.	sol.
<i>Melampyrum cristatum</i> L.	—	—	—	—	sol.	—
<i>Onosma simplicissimum</i> L.	—	—	sol.	rr.	—	—
<i>Phlomis tuberosa</i> L.	—	—	—	—	rr.	sol.
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	un.	—	—	—	—	—
<i>Polygonatum officinale</i> All.	—	—	—	—	sol.	—
<i>Polygonum alpinum</i> All.	—	rr.	sol.	un.	sol.	sol.
<i>Potentilla humifusa</i> Willd.	—	sp.	sol.	rr.	—	—

Виды	№№ описаний					
	6	4	11	11	7	17
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	—	—	—	un.	—	—
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	un.	—	—	—	—	sp.
<i>Scutellaria supina</i> L.	—	—	—	—	sol.	sol.
<i>Sedum hybridum</i> L.	—	—	—	—	—	sp.
<i>Silene nutans</i> L.	rr.	—	—	—	—	—
<i>S. repens</i> Patr.	—	sp.	rr.	—	—	—
<i>S. wolgensis</i> (Willd.) Bess.	—	—	un.	—	—	—
<i>Solidago virga-aurea</i> L.	un.	—	—	—	—	—
<i>Thalictrum foetidum</i> L.	—	—	—	—	sol.	—
<i>T. minus</i> L.	—	rr.	—	—	—	rr.
<i>T. simplex</i> L.	—	—	—	—	sp.	—
<i>Thymus serpyllum</i> L. (s. l.)	sol.	sp.	—	rr.	—	—
<i>Veronica spicata</i> L.	un.	rr.	sol.	rr.	rr.	—
<i>Vincetoxicum officinale</i> Moench	—	rr.	sol.	sol.	—	cop. ₁
<i>Viola rupestris</i> F. W. Schmidt	sol.	—	—	—	—	—
<i>Viscaria viscosa</i> (Scop.) Ascher.	—	—	—	un.	—	—

травьем) располагается на крутых сильно нагреваемых склонах со значительными по площади конгломератами коренных пород. Наиболее редким кустарниковым сообществом с доминированием степной вишни являются мезофильные сообщества со значительной примесью двудольных травянистых растений (описание № 17). Примером может служить ассоциация *Cerasus fruticosa*—*Vincetoxicum officinale*—*Carex pediformis*, изредка попадающаяся на высоте 600—650 м на пологих склонах с неглубокими, подчас незаметными для глаза ложбинами, по которым из долины в горы поднимаются фрагменты березняков. Эти местообитания, по-видимому, более обеспечены влагой.

Интересен вопрос о взаимоотношении лесной и степной растительности в центральной части Ю. Урала. Выше мы привели мнение Сочавы: лиственница не занимает южные склоны гор из-за щелочной реакции почвы. В нашем районе в этих местообитаниях реакция почвы, по Богатыреву, также щелочная. Иное мнение высказывает П. Б. Виппер (1963), изучавший взаимоотношение леса и степи в горах Хамар-Дабан (Забайкалье) в поиске горной лесостепи на склонах южной экспозиции (высота 1060 м). Здесь склоны северной экспозиции также сплошь заняты лесами из сибирской лиственницы, схема распределения тех же самых типов растительности аналогична нашему району. Вестеронский анализ экологических условий в степи и в лиственничниках на склонах южной экспозиции позволил этому автору заключить, что решающим фактором, ограничивающим продвижение степи в лес, является недостаток света под пологом леса, а факторами, препятствующими наступлению леса на степь, — тепловой режим почвы на первых этапах поселения леса, а в дальнейшем режим влажности почвы на степных склонах; эти два фактора создают в совокупности с другими условиями неблагоприятную обстановку для поселения леса в степи. Несмотря на то, что экспериментальных данных по взаимоотношению степной и лесной растительности в горах Урала пока нет, можно предположить, что экологическим барьером, препятствующим облесению степных склонов, являются один или оба из указанных выше факторов (щелочная реакция почвенной среды и температурный фактор в сочетании с влажностью).

Приведенные нами описания растительности, сделанные в августе, естественно не отражают всего своеобразия флоры данного района Ю. Урала (южные склоны гор Ю. Урала и западу от р. Башарт — притока р. Ю. Узян, 600—830 м над ур. м.), изученной ввиду эндемизма которой посвящены усилия ряда ботаников, а только иллюстрируют общие закономерности в распределении степной растительности. Список видов дан в следующих комментариях.

Особые образцы *Scutellaria supina* L. принимаются нами за особую расу — *S. supina* s. str., ибо С. В. Юзепчук (1954 : 184), обрабатывая шлемники для «Флоры СССР», был убежден, что под первым названием Линней понимал только сибирские растения. Несколько ранее, в 1944 г., он определял уральские образцы, собранные в Ю. Урале (Симский завод, гора Жукова Шишка, 10 VII 1927), идентичные нашим образцам, как *S. supina* L. (см. specimens в гербарии МГУ).

Растение, приводимое нами (в списке) под названием *Libanotis sibirica* C. A. M., имеет слабо опушенные плодики и сильно ребристый стебель, подобно образцам, изданным Д. Н. Литвиновым («Herbarium florae Rossicae», № 2619), и скорее подходит поэтому под описание *L. intermedia* Rupr. (Б. К. Шипилин, 1950 : 475).

Вслед за Юзепчуком («Гербарий Флоры СССР», № 4085), для рода *Antitoxicum* принимаем название *Vincetoxicum* Moench, а не *Antitoxicum* Pobed.

Trifolium lupinaster L., по мнению М. М. Ильина (1963), может быть расчленен на отдельные географические расы, отличающиеся цветом венчика и числом хромосом. Южноуральские образцы можно понимать как *T. ciswolgensense* Spryng.

Богатырев К. П. (1954). Горно-степные и горно-лесные почвы горного массива Крака (Ю. Урал). Тр. Почв. инст. АН СССР, 43. — Виппер П. Б. (1963). Взаимоотношение леса и степи в юго-западной части Бурятской АССР. В сб.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. — Гриневецкий Б. Б. и Г. А. Ключеге. (1914). Растительный и животный мир. Россия — полное географическое описание нашего отечества. Под ред. В. П. Семенова-Тянь-Шанского. — Ильин М. М. (1963). Полиплоидия, видообразование и миграции. Матер. по истории флоры и растит. СССР, 4. — Котов М. И. (1948). Растительность Башкирского государственного заповедника на Южном Урале. Бот. журн. АН УРСР, 4, 3 — 4. — Крашенинников И. М. (1932). Организация работ южного геоботанического отряда Башкирской экспедиции Академии наук СССР. В сб.: Растительность Общего Сырта и бассейна р. Б. Ика. Тр. СОПС, сер. башкирская, 2. — Крашенинников И. М. и С. Е. Кучеровская-Рожанец. (1941). Растительность Башкирской АССР. В сб.: Природные ресурсы Башкирской АССР, 1. — Лавренко Е. М. (1940). Степи. В сб.: Растительность СССР, 2. — Положепец И. П. и А. М. Зигангиров. (1960). Исследование сосновых лесов Южного Урала. Тр. Башкир. лесн. опт. ст., 5. — Соцава В. Б. (1945). Фрагменты горной степи на Среднем Урале. Сов. бот., 13, 3. — Шинкин Б. К. (1950). Сем. *Umbelliferae* Moris. Флора СССР, 16. — Юзепчук С. В. (1954). Род *Scutellaria* L. Флора СССР, 20.

(Получено 4 V 1964).

NДК 582.751 (479)

К. С. Асадов

НОВОЕ МЕСТОНаХОЖДЕНИЕ *GERANIUM GRACILE* LEDEB. НА КАВКАЗЕ

С 2 рисунками

Во время полевых исследований в 1963 г. при выполнении аспирантской темы «Типы лесорастительных условий Малого Кавказа (в пределах Азербайджанской ССР) и закономерности их формирования» нам удалось обнаружить растительные сообщества с *Geranium gracile* Ledeb. (рис. 1) и собрать гербарий этого нового для Азербайджана растения.

По данным А. А. Гроссгейма (1962), это колхидский вид, распространенный только в ряде провинций и округов Западного Кавказа и совершенно отсутствующий в округах Северного и Восточного Кавказа (рис. 2).

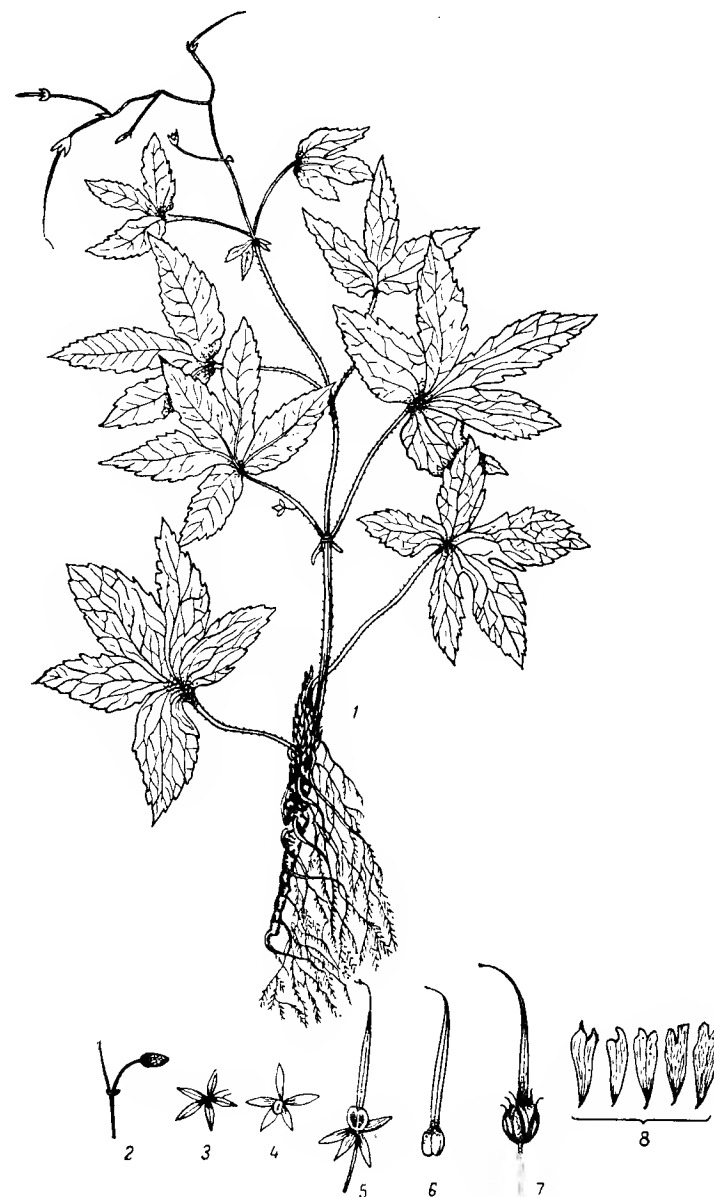
G. gracile Ledeb. была обнаружена нами вблизи сел. Арыгран Кедабекского района Азербайджанской ССР в урочище «Джарга булаг» в ассоциации *Carpinetum-Fagetum* — *Saniculuso-Pooso-Asperulosum* в типе леса влажной грабовой бучины. Описание сделано 20 VIII 1963 г. на высоте 1700 м над ур. м. на западном склоне крутизной 25°.

Состав и структура растительного сообщества следующие:

- I ярус — 10 *Fagus orientalis* Lipsky, сомкнутость 0.6, средний возраст 80 л., средняя высота 19 м, средний диаметр 24 см.
II ярус — 10 *Carpinus caucasica* Grossh., сомкнутость 0.2, средний возраст 50 л., средняя высота 13 м, средний диаметр 16 см.
III ярус — *Euonymus europaea* L. — sol., *Rubus vulgatus* Arrh. — un.
В травостое отмечены:

Cop.₁ *Asperula odorata* L.
Cop.₁ — sp. *Poa nemoralis* L.
Sp. *Sanicula europaea* L.
Carex silvatica Huds.
Trifolium medium L.
Geranium gracile Ledeb.
Sol. *Aruncus vulgaris* Raf.
Calamintha clinopodium Benth.
Chaerophyllum aureum L.
Fragaria vesca L.
Epilobium montanum L.
Euphorbia squamosa Willd.
Sol. *Impatiens noli tangere* L.
Geranium robertianum L.

Geum urbanum L.
Lapsana communis L.
Primula ruprechtii Kunz.
Salvia glutinosa L.
Viola odorata L.
Un. *Cardamine impatiens* L.
Digitalis nervosa Steud. et Hochst.
Lactuca georgica Grossh.
Stachys silvatica L.
Polygonatum glaberrimum C. Koch
Urtica dioica L.

Рис. 1. Герань стройная *Geranium gracile* Ledeb.

1 — общий вид растения; 2 — бутон; 3 — чашечка (вид сверху); 4 — чашечка (вид снизу); 5 и 6 — продольный разрез плода; 7 — общий вид плода; 8 — лепестки.

Geranium gracile Ledeb. высота 20—25 см была в фазе цветения и образования плодов, размещена по площади равномерно рассеянно и заметно выделяется среди растений травяного покрова.

Местонахождение отстоит на 250 км к юго-востоку от намеченного Гроссгеймом ареала этого вида.

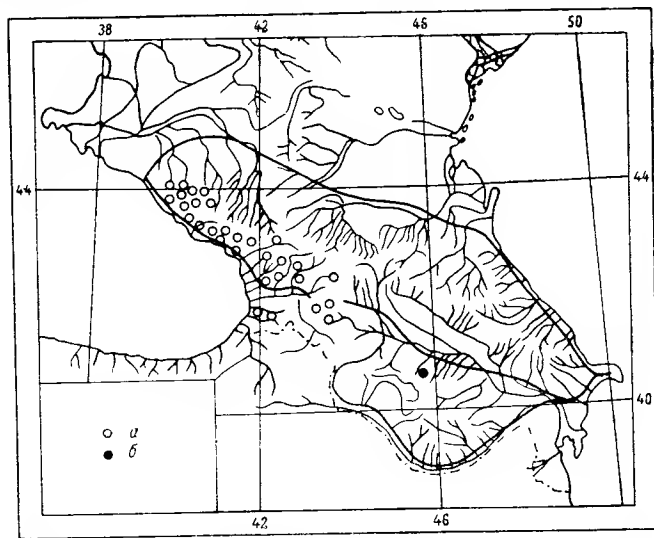


Рис. 2. Распространение *Geranium gracile* Ledeb. на территории Кавказа.

а — по А. А. Гроссгейму; б — новое местонахождение.

Описанное сообщество находится в поясе сырого относительно умеренного климата (по классификации климатов Д. В. Воробьева, 1961), на влажной почве, что объясняет произрастание этого колхидского вида в Азербайджане.

Собранные экземпляры *Geranium gracile* Ledeb. определены в Институте ботаники АН Азербайджанской ССР И. И. Карягиным, Л. И. Прилишко и Г. Ф. Ахундовым.

Л и т е р а т у р а

Воробьев Д. В. (1961). Лесотипологическая классификация климатов. I. Зональные климаты типов лесного участка. Тр. Харьковск. с.-х. инст., XXX (LXVII), лесотипологические исследования. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. — Гроссгейм А. А. (1962). Флора Кавказа, VI. — Флора СССР. (1949). XIV.

Азербайджанский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства и агролесомелиорации,
ст. Евлах, г. Барда.

(Получено 10 III 1964).

УДК 581.4 : 582.47

Е. С. Чавчавадзе

МОРФОЛОГИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНЫХ И ТАНГЕНТАЛЬНЫХ СТенок КЛЕТок СЕРДЦЕВИННЫХ ЛУЧей ХВОЙНЫХ. НОМЕНКЛАТУРА И КЛАССИФИКАЦИЯ

С 5 рисунками

Строение сердцевинных лучей вторичной древесины хвойных представляет значительный интерес как с точки зрения физиологии проведения пластических веществ в стволе, так и для систематических и диагностических целей. Кроме того, подробное изучение отдельных структурных признаков лучей позволяет использовать эти данные для суждения об эволюционных изменениях внутри порядка *Coniferales*.

Лучи хвойных, как правило, однорядны, поэтому радиальными стенками они граничат с трахеидами, связь с которыми осуществляется с помощью пор различного типа. В диагностике типы пор радиальных стенок — «полей перекреста» имеют важное значение и сравнительно хорошо изучены (см. Яценко-Хмелевский и Чавчавадзе,

1963). Друг с другом клетки лучей граничат своими горизонтальными и тангентальными стенками, на которых поры не всегда развиваются. До сих пор большинством авторов значение структуры этих стенок для диагностики недооценивалось. Каждый исследователь пользуется при описании древесины своей собственной терминологией, поэтому до настоящего времени не существует определенной и сколько-нибудь полной классификации утолщений тангентальных и горизонтальных стенок клеток лучей.¹ Этим недостатком страдают даже наиболее обширные современные исследования по кислотомии хвойных (Яценко-Хмелевский, 1954б; Greguss, 1955; Вихров, 1959; Будкевич, 1961, и др.). Среди работ, посвященных этому вопросу, нужно отметить исследования, авторы которых утверждают, что существует два типа горизонтальных стенок у клеток лучей хвойных: у большинства родов семейства сосновых эти стенки снабжены двумя оболочками — первичной и вторичной, поэтому на них развиваются настоящие поры; многие же кипарисовые, таксодиевые, и отчасти ногоплодниковые имеют только первичную стенку, на которой возникают ложные поры, связанные с местными утолщениями первичной оболочки. При этом допускается, что функционально ложные поры аналогичны настоящим, но происхождение этих двух типов пор должно быть совершенно различно (Bailey a. Faull, 1934; Яценко-Хмелевский, 1954а).

Недостаточная ясность вопроса побудила нас к более тщательному исследованию этого признака. Мы ставили перед собой следующие задачи: во-первых, решить вопрос о существовании двух принципиально различных типов пор, развивающихся на горизонтальных и тангентальных стенках клеток лучей (настоящих и ложных); во-вторых, установить основные типы утолщений этих стенок и на этом основании построить их рациональную классификацию; наконец, по-возможности, оценить таксономическое значение этого признака. С этой целью был изучен сравнительно большой оригинальный материал (микропрепараты, микрофотографии и рисунки почти 400 видов хвойных, относящихся к 53 родам и 8 семействам), а также значительная литература (Kleeberg, 1885; Sypser, 1933 г.; Peirce, 1933—1934; Kräusel, 1934—1939; Phillips, 1948; Greguss, 1955; Яценко-Хмелевский, 1954; Тахтаджян, 1954; Будкевич, 1961, и многие другие).

Основной линией эволюции лучевой ткани у хвойных, как указывает А. А. Яценко-Хмелевский (1954), является постепенное создание целостности луча, функционирующего как физиологически единая ткань. Действительно, сердцевинный луч кордаентов не представлял собой связанного физиологически единого целого, когда каждая клетка находилась в основном в контакте только с окружающими ее трахеидами. Отсутствие пор на горизонтальных и тангентальных стенках у араукариевых, большинства ногоплодниковых и отчасти тиссовых свидетельствует о том, что и у этих хвойных радиальный и тангентальный ток по лучам значительно затруднен. Развитием этой линии специализации луча, как нам представляется, было появление различного рода углублений в горизонтальных и тангентальных стенках, связанных с видимым утолщением последних. Сначала, вероятно, они представляли собой очень редко расположенные, не совпадающие, узкие, небольшие углубления, имеющие «сбежистую» (рис. 1, 1) или «выемчатую» (рис. 1, 2) форму. Постепенно они становились глубже и шире (рис. 1, 3, 4, 5, 6), превращаясь сначала в «ложные» (рис. 1, 7, 8), а затем в «настоящие» поры (рис. 1, 9, 10, 12, 13). Критерием для отличия ложных пор от настоящих является то, что первые представляют собой углубления в оболочке, почти доходящие до срединной пластинки, но все же отделенные от нее узкой полосой стенки, в то время как вторые непосредственно упираются в нее. С нашей точки зрения, ложные поры представляют собой переходную структуру между углублениями и настоящими порами. Различного рода углубления в стенках клеток лучей, в том числе и ложные поры, можно наблюдать у некоторых тиссовых, таксодиевых, кипарисовых, а также у многих сосновых в ранней древесине (рис. 2, 1—12).

Появление настоящих пор на горизонтальных и тангентальных стенках клеток лучей (и поперечных стенках клеток тяжелой паренхимы) обеспечило постоянное и

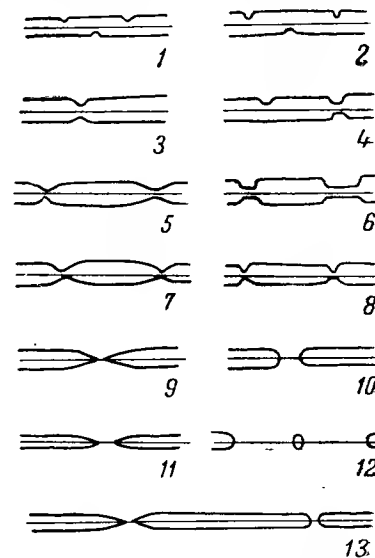


Рис. 1. Схема основных типов углублений и пор в горизонтальных стенках клеток лучей.

1, 3, 5 — сбежистые углубления; 2, 4, 6 — выемчатые углубления; 7 — ложные сбежистые поры; 8 — ложные выемчатые поры; 9, 11, 13 — настоящие сбежистые поры; 10, 12, 13 — настоящие выемчатые поры.

¹ Так же разнообразны и термины, употребляемые при описании поперечных стенок тяжелой паренхимы, присутствующей у многих видов хвойных. Поперечные стенки тяжелой паренхимы имеют много общего с тангентальными стенками клеток лучей, поскольку расположены тоже на пути тока пластических веществ и могут рассматриваться вместе с ними.

более легкое сообщение их между собой и явилось важным новообразованием в эволюции лучевой ткани. Настоящие поры на горизонтальных стенках лучевых клеток характерны для зрелой древесины таких родов сем. *Pinaceae*, как *Abies*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Tsuga*, отчасти *Pseudotsuga*, *Cedrus* и *Pinus*, а также для некоторых представи-

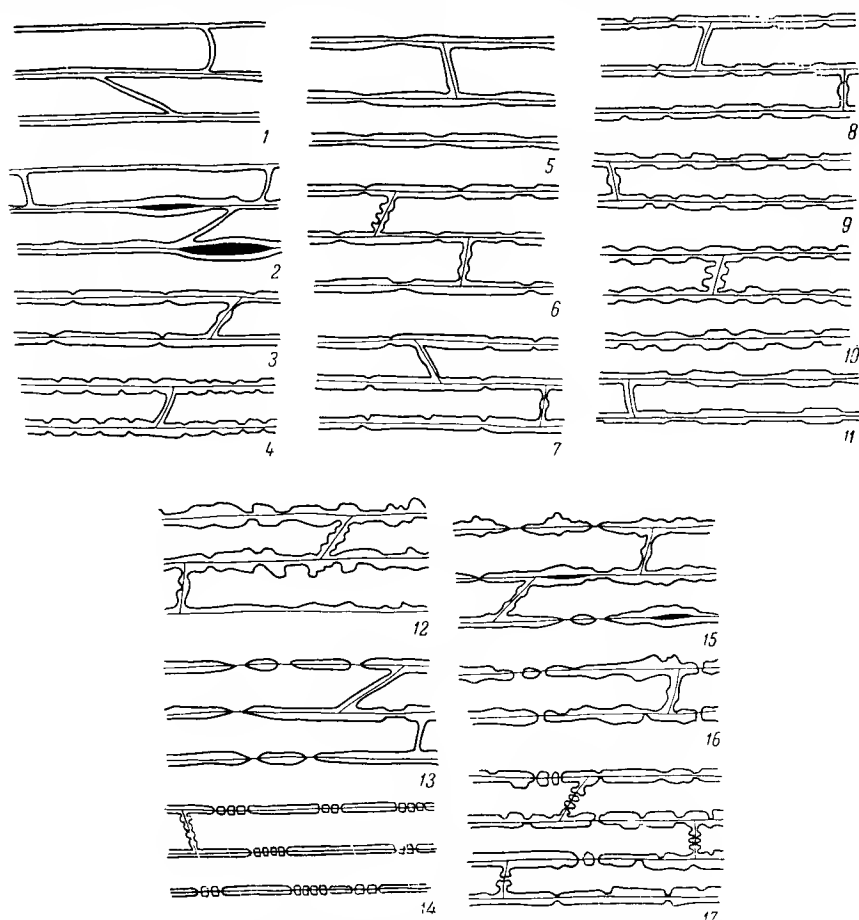


Рис. 2. Типы горизонтальных стенок клеток лучей хвойных.

1 — *Araucaria bidwillii* Hook. Сплошные, гладкие, тонкие; 2 — *Taxus baccata* L. Сплошные, гладкие, тонкие и слегка местами утолщенные; 3 — *Pinus strobus* L. Сплошная, фигурная, сбежистая стенка с редко расположенными узкими и широкими углублениями; 4 — *Pinus jeffreyi* Balf. Сплошная, фигурная, сбежистая стенка с часто расположенными узкими углублениями; 5 — *Sequoia sempervirens* Endl. Сплошные, фигурные, сбежистые стенки с редко расположенными широкими углублениями; 6 — *Picea schrenkiana* F. et M. Сплошные, фигурные, частично сбежистые, частично выемчатые стенки с редко и часто расположенными углублениями; 7 — *Thuopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. Сплошные, фигурные, частично сбежистые, частично выемчатые стенки с редко расположенными узкими углублениями; 8 — *Thuopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. Сплошные, фигурные, частично сбежистые, частично выемчатые стенки с редко и часто расположенными узкими углублениями; 9 — *Pinus balfouriana* Murr. Сплошные, фигурные, выемчатые стенки с часто расположенными широкими углублениями; 10 — *Pinus Gerardiana* Wall. Сплошные, фигурные, выемчатые стенки с часто расположенными широкими углублениями; 11 — *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng. Сплошные, фигурные, выемчатые стенки с редко (иногда часто) расположенными углублениями; 12 — *Pinus teocota* Schlecht. et Cham. Сплошные, фигурные, выемчатые стенки сложного рисунка; 13 — *Pinus khasia* Royle. Пористые, правильные, сбежистые (сбежисто-пористые) стенки (изредка встречаются углубления) с единично и редко расположенными широкими порами; 14 — *Larix sibirica* Ldb. Пористые, правильные, выемчатые стенки с часто расположенными узкими порами; 15 — *Pinus ponderosa* Dougl. Пористые, неправильные, сбежистые стенки с единично и редко расположенными узкими порами; 16 — *Pinus insularis* Endl. Пористые, неправильные, выемчатые стенки с единично и редко расположенными узкими и широкими порами; 17 — *Pinus monticola* Dougl. et Lamb. Горизонтальные стенки смешанного типа (имеются различного типа углубления, ложные и настоящие поры).

телей сем. *Cupressaceae* (например, роды *Juniperus* и *Thuja*) (рис. 2, 13—17; рис. 3, 9—12). Однако даже для перечисленных родов хвойных этот признак не является постоянным, а может проявляться в различных вариантах: настоящие поры могут наблюдаться, например, только на тангентальных или только на горизонтальных стенках клеток лучей, или частично на тех и других. Отсутствие приуроченности определенного типа утолщений стенок к отдельным семействам или даже родам указывает на сравнительно позднее начало процесса образования пор в филогенезе лучевой ткани.

Углубления и настоящие поры, по нашему мнению, являются различными стадиями одного эволюционного процесса, связанными массой переходов, благодаря чему порой их трудно разграничить (ложные поры, например). Однако в типичных случаях эти отличия вполне рельефны, и установленные основные типы углублений и пор в стенках лучей безусловно послужат вехами при изучении структурной специализации лучевой паренхимы.

Вопрос о существовании у клеток лучей одних видов хвойных «настоящей» вторичной оболочки, а у других только «вздутой» первичной оболочки нами специально не исследовался, так как он требует иного методического подхода (электронная мик-

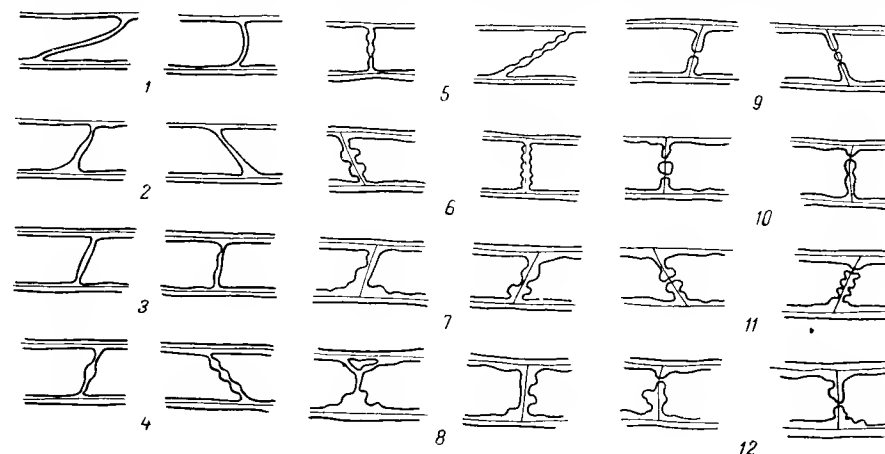


Рис. 3. Типы тангентальных стенок клеток сердцевинных лучей.¹

1 — *Araucaria excelsa* R. Brown. Сплошные, гладкие тонкие стенки; 2—3 — *Widdringtonia juniperoides* (L.) Endl. Сплошные, гладкие тонкие и слегка местами утолщенные стенки; 4 — *Pinus aycahuite* Ehrenb. Сплошные, фигурные, узелковые стенки (с 1 и 3 узелками); 5 — *Pinus aristata* Engelm. Сплошные, фигурные, узелковые стенки (с 3 и 5 узелками); 6 — *Pinus bungeana* Zucc. (слева). Сплошная, фигурная, зубчатая стенка (с 2 зубчиками); 7 — *Larix laricina* K. Koch (справа). Сплошная, фигурная, зубчатая стенка (с 5 зубчиками); 8 — *Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britt. Сплошные, фигурные стенки сложного рисунка; 9 — *Picea schrenkiana* F. et M. Сплошные, фигурные стенки сложного рисунка; 10 — *Tsuga sieboldii* Carr. Пористые, правильные стенки (с 1 и 2 порами); 11 — *Tsuga sieboldii* Carr. Пористые, неправильные узелковые стенки (с 1 и 2 порами); 12 — *Pinus pithyusa* Stev. Пористые, неправильные зубчатые стенки (с 2 и 3 зубчиками); 13 — *Pinus pithyusa* Stev. Пористые, неправильные стенки сложного рисунка (с 1 порой; встречаются редко).

роскопия), чем тот, которым мы работали. Тем не менее наличие двух принципиально отличных типов утолщений оболочек у клеток лучей хвойных кажется нам маловероятным хотя бы потому, что нередки случаи, когда в одной клетке, а иногда на одной стенке, могут присутствовать рядом различные углубления, ложные и настоящие поры.

Ниже приводится классификация стенок и даются некоторые определения горизонтальных и тангентальных стенок клеток лучей (и поперечных стенок тяжелой паренхимы).

КЛАССИФИКАЦИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНЫХ СТенок КЛЕТОК СЕРДЦЕВИННЫХ ЛУЧЕЙ

I. Сплошные.

1. Гладкие: а) тонкие, б) тонкие, слегка местами утолщенные (рис. 2, 1—2).
2. Фигурные: а) сбежистые (с единично, редко, часто расположенными узкими или широкими сбежистыми углублениями) (рис. 2, 3—6); б) выемчатые (с единично, редко, часто расположенными узкими или широкими выемками) (рис. 2, 6—11); в) сложного рисунка (рис. 2, 12).

II. Пористые.

1. Правильные: а) сбежистые (сбежисто-пористые), с единично, редко, часто расположенными узкими или широкими (сбежистыми) порами (рис. 2, 13); б) выемчатые (выемчато-пористые), с единично, редко, часто расположенными узкими или широкими (выемчатыми) порами (рис. 2, 14).
2. Неправильные: а) сбежистые, с единично, редко, часто расположенными (сбежистыми) порами (рис. 2, 15); б) выемчатые, с единично, редко, часто расположенными (выемчатыми) порами (рис. 2, 16).

III. Смешанного типа (рис. 2, 17).

¹ По техническим причинам в рис. 3 (1—5, 8) срединная пластинка не изображена.

КЛАССИФИКАЦИЯ ТАНГЕНТАЛЬНЫХ СТЕНОК КЛЕТОК СЕРДЦЕВИННЫХ ЛУЧЕЙ И ПОПЕРЕЧНЫХ СТЕНОК КЛЕТОК ТЯЖЕВОЙ ПАРЕНХИМЫ

I. Сплошные.

1. Гладкие: а) тонкие, б) тонкие, слегка местами утолщенные (рис. 3, 1—3; рис. 4, 1—2).
2. Фигурные: а) узелковые (с 1—8 узелками) (рис. 3, 4—5; рис. 4, 3—4); б) зубчатые (с 1—8 зубчиками) (рис. 3, 6; рис. 4, 5); в) сложного рисунка (рис. 3, 7, 8; рис. 4, 6).

II. Пористые.

1. Правильные: (с 1—6 порами) (рис. 3, 9; рис. 4, 7).
2. Неправильные: а) узелковые (пористоузелковые), с 1—8 узелками и «Х»-порами (рис. 3, 10; рис. 4, 8); б) зубчатые (зубчатопористые), с 1—8 зубчиками и «Х»-порами (рис. 3, 11; рис. 4, 9); в) сложного рисунка с «Х»-порами (рис. 3, 12; рис. 4, 10).

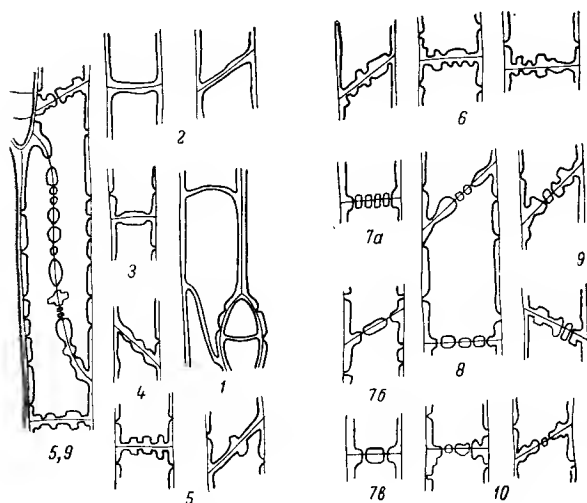


Рис. 4. Типы поперечных (горизонтальных) стенок клеток тяжелой паренхимы.

1 — *Agathis macrophylla* Mast. Сплошные, гладкие, тонкие стенки; 2 — *Podocarpus macrophyllus* D. Don. Сплошные, гладкие, тонкие, слегка местами утолщенные стенки; 3 — *Cupressus lusitanica* Mill. Сплошная, фигурная, узелковая стенка (с 1 крупным узелком); 4 — *Cephalotaxus pedunculata* Sieb. et Zucc. Сплошная, фигурная, узелковая стенка (с 3 узелками); 5 — *Thuopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. Сплошные, фигурные, зубчатые стенки (с 1 и 3 зубчиками); 6 — *Taxodium distichum* (L.) Rich. Сплошные, фигурные стенки сложного рисунка; 7a — *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach. Пористая, правильная стенка (с 5 порами); 7б — *Juniperus foetidissima* Willd. Пористая, правильная стенка (с 2 порами); 7с — *Juniperus foetidissima* Willd. Пористая, правильная стенка (с 2 порами); 8 — *Chamaecyparis pisifera* Sieb. et Zucc. Пористые, неправильные, узелковые стенки — пористоузелковые (с 3 узелками и с 3 и 4 порами); 9 — *Thuopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. Пористые, неправильные, зубчатые стенки — зубчатопористые (с 3—4 зубчиками и 2 порами); 10 — *Thuopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. Пористые, неправильные стенки сложного рисунка (с 2 и 3 порами).

сплошная фигурная стенка, утолщенные места которой имеют форму зубцов. Сплошная фигурная стенка сложного рисунка — сплошная фигурная стенка с неравномерно утолщенными местами и углублениями неправильной формы, образующими вместе сложную конфигурацию.

Пористая стенка — обычно более или менее утолщенная стенка, имеющая на своем протяжении какое-то количество настоящих пор — особых углублений, с одной стороны открытых в полость клетки, с другой — отграниченных срединной пластинкой. Пористая правильная стенка — пористая стенка, внутренний и наружный контуры которой более или менее параллельны. Пористая сбегистая стенка (сбегистопоровая) — стенка с порами, полость которых обычно более или менее расширена в направлении к полости клетки. Пористая выемчатая стенка (пористовыемчатая) — стенка с порами, полость которых либо остается постоянной ширины, либо слегка расширяется в направ-

Приведем некоторые определения, необходимые для понимания этой классификации.

Сплошная стенка — стенка клетки, не имеющая на всем своем протяжении настоящих пор. Сплошная гладкая стенка — обычно тонкая сплошная стенка, имеющая на всем своем протяжении одинаковую толщину. Сплошная фигурная стенка — обычно лишняя пор сплошная стенка с чередующимися неравномерно утолщенными участками, образующими ту или иную конфигурацию. Сплошная фигурная сбегистая стенка — сплошная фигурная стенка определенной конфигурации, углубления которой имеют форму тупого или острого угла, открытого в полость клетки. Сплошная фигурная выемчатая стенка — сплошная фигурная стенка определенной конфигурации с углублениями в форме выемок, дно которых на каком-то протяжении параллельно самой стенке. Сплошная фигурная узелковая стенка — сплошная фигурная стенка, утолщенные места которой имеют форму более или менее округлых или слегка вытянутых узлов. Сплошная фигурная зубчатая стенка —

лении к полости клетки. Пористая неправильная стенка — пористая стенка, внутренний и наружный контуры которой имеют различную конфигурацию. Пористая узелковая стенка — пористая неправильная стенка, утолщенные места которой имеют форму округлых или слегка вытянутых узелков. Пористая зубчатая стенка — пористая неправильная стенка, утолщенные места которой имеют форму зубцов. Пористая стенка сложного рисунка — пористая стенка, внутренний контур которой имеет сложную конфигурацию. Стенка смешанного типа — частично сплошная, частично пористая стенка.

Углубление в стенке — утолщенные места клеточной стенки, имеющие правильную форму. Узкое углубление — углубление в стенке, ширина которого (l) меньше толщины стенки (h) или равна ей (рис. 5, 1, 2). Широкое углубление — углубление в стенке, ширина которого (l) превышает толщину самой стенки (h) (рис. 5, 3, 4). Узкая пора — простая пора, ширина полости которой (l) меньше толщины самой стенки (h) или равна ей (рис. 5, 5). Широкая пора — простая пора, ширина полости которой (l) превышает толщину самой стенки (h) (рис. 5, 6). Единично расположенные поры или углубления — поры и углубления, встречающиеся на всем протяжении стенки клетки в количестве 1—2. Редко расположенные поры или углубления — поры или углубления, встречающиеся на протяжении стенки клетки в количестве 3—5. Часто расположенные поры или углубления — поры или углубления, встречающиеся на стенке клетки в количестве более 5.

Встречаемость тех или других типов стенок клеток лучей в древесине хвойных зависит не только от принадлежности вида к тому или иному семейству порядка *Coniferales*, но также от возраста древесины, места расположения луча внутри годичного слоя или даже от размещения клеток внутри самого луча.

Разумеется, приводимая нами классификация и терминология к ней не могут быть окончательными и, возможно, новые исследования потребуют некоторой их переработки.

Считаю приятным долгом выразить признательность проф. А. А. Яценко-Хмелевскому за ряд ценных указаний.

Л и т е р а т у р а

Будкевич Е. В. (1961). Древесина сосновых. Анатомическое строение и ключи для определения родов и видов. — Вихров В. Е. (1959). Диагностические признаки древесины. — Тахтаджян А. Л. (1954). Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954a). Основы и методы анатомического исследования древесины. — Яценко-Хмелевский А. А. (1954б). Древесины Кавказа, 1. — Яценко-Хмелевский А. А. и Е. С. Чавчавадзе. (1963). К методике описания древесины хвойных. Бот. журн., 12: 1799—1803. — Bailey I. W. a. A. F. Faull. (1934). The cambium and its derivative tissues. IX. Structural variability in the redwood *Sequoia sempervirens*. Journ. Arn. Arb., 15. — Barghoorn E. S. Ir. a. I. W. Bailey. (1938). The occurrence of *Cedrus* in the auriferous gravels of California. Amer. Journ. of Bot., 25, 10. — Greguss P. (1955). Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. — Kleeherg A. (1885). Die Makstrahlen der Coniferen. Bot. Zeit., 43. — Kräusel R. (1917). Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Coniferen. Naturwissenschaft. Wochenschrift, 23. — Kräusel R. (1949). Die fossilen Coniferenholz. II Teil. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossilen Coniferenholz. — Paleontographica. — Pierce A. S. (1933—1934). Anatomy of the xylem of *Pseudolarix*. Bot. Gaz., 95, 4. — Phillips E. W. I. (1948). Identification of softwoods by their microscopic structure. For. products Research Bull., London, 22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 11 III 1964).

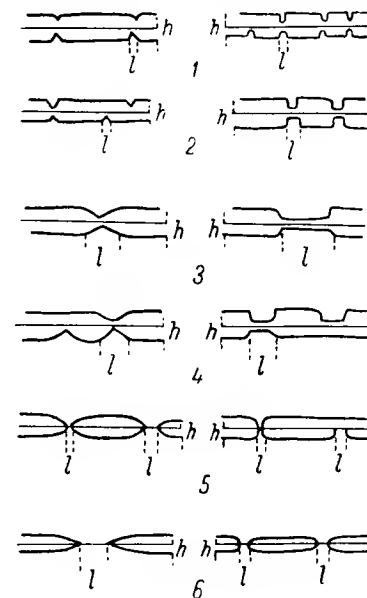


Рис. 5. Узкие и широкие углубления и поры.

1—2 — узкие углубления; 3—4 — широкие углубления; 5 — узкие поры; 6 — широкие поры.

Л. А. Смольянинова

ГЕРБАРИЙ МАРШАЛЛА БИБЕРШТЕЙНА

Первой крупной работой, содержащей сведения о составе флоры Крыма и Кавказа, является известный труд Маршалла Биберштейна (F. A. Marschall von Bieberstein) «Flora Taurico-Caucasica», состоящий из трех томов, изданных в Харькове (первые два тома вышли в свет в 1808 г., а третий том, дополнительный, — в 1819 г.). До опубликования этой работы данные о флоре Крыма и Кавказа, очень немногочисленные, можно было почерпнуть лишь в отдельных небольших статьях и заметках, помещенных в различных изданиях.

Названный труд Маршалла Биберштейна создан главным образом на основании им самим сделанных ценных наблюдений в природе и обработки собранного обширного гербария. Он представляет также полную сводку всех известных до того времени отрывочных сведений о флоре Крыма и Кавказа.

Ранние свои наблюдения над флорой Крыма Биберштейн произвел вскоре после своего приезда в Россию и поступления секретарем к командующему войсками в Крыму графу М. В. Каховскому.

Первую свою поездку на Кавказ Биберштейн совершил в 1796 г., сопровождая в качестве естествоиспытателя персидскую экспедицию графа В. А. Зубова. В это время он посетил обширную территорию прикаспийской части Кавказа, между рр. Терреком и Курой до Муганской степи. По возвращении им была издана работа «Tahleau des provinces situées sur la côte occidentale de la Mer Caspienne, entre les fleuves Terek et Kour» (1798 г.), в которой он опубликовал описания 12 открытых им новых видов растений, в настоящее время принятых ботаниками.

В 1798—1799 гг., будучи определен инспектором шелководства на Северном Кавказе, он предпринял весьма трудные по тому времени поездки по этой горной области в целях составления отчета о состоянии шелководства на Кавказе, а затем был назначен главным инспектором шелководства всей южной «Полуденной России». К 1800—1802 гг. относятся его поездки по Северному Кавказу вместе с известным ботаником Х. Х. Стевеном, во время которых был ими собран значительный гербарий и сделаны ценные ботанические наблюдения. В 1805 г. Стевен продолжил свои ботанические сборы на Кавказе, посетив Грузию. Эти коллекции он передал для обработки Биберштейну.

Поселившись в 1807 г. в г. Мерефе, близ Харькова, Биберштейн занялся изданием своего долголетнего труда «Flora Taurico-Caucasica». В этом труде Биберштейн привел краткие описания 2322 видов цветковых растений крымско-кавказской флоры (в том числе 302 им открытых, новых для науки видов, принятых в дальнейшем ботаниками), с указанием синонимии, местонахождений растений, времени их цветения и использованной литературы.

Приводим выборочно некоторые цифровые данные о количестве новых видов, открытых Биберштейном в ряде районов Крыма, Кавказа и нижней Волги — видов, о которых имеются точные указания об их местонахождении. Так, им было описано 12 видов из южного Крыма (Алушка, Ялта, Судак, Яйла); 18 — из окрестностей Пятигорска и с горы Бештау; 7 — из района Кисловодска; 11 — из окрестностей Тифлиса (Тбилиси); 9 — из Душетского района Грузии (Кайшаури); 17 — из Кубинского района Азербайджана (Будуг, Шахдаг, Хиналуг, Куртбулаг); 3 — из окрестностей Ганджи (Кировабада); 3 — из окрестностей г. Кизляра; 2 — из района Владикавказа (Орджоникидзе); 3 — из долины р. Терека (между Моздоком и Кизляром, г. Георгиевск); 6 — из окрестностей Сарепты (Красноармейска); 3 — из района Астрахани.

Гербарий крымско-кавказской флоры Маршалла Биберштейна после его смерти (1826 г.) свыше 100 лет хранился отдельно, в нетронутом виде, сначала в гербарии Ботанического музея Академии наук в Петербурге, а после — в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова. Часть гербария была отправлена для обработки в Юрьев (ныне Тарту), где работали в то время авторы фундаментального труда «Материалы для флоры Кавказа» («Flora caucasica critica») Н. И. Кузнецов и Н. Попов. Эта работа издавалась в Юрьеве отдельными выпусками начиная с 1901 по 1916 г. В те годы, при написании «Flora caucasica critica», являющейся крупным критическим систематико-географическим исследованием, его авторы неизменно тщательно изучали гербарий Биберштейна.

В связи с развитием многочисленных систематических исследований, при создании капитального труда «Флора СССР», а также при написании региональных флор, монографий и ряда систематических работ, возникла необходимость для широкого круга ботаников более углубленного исследования этой уникальной коллекции. Однако работа с гербарием Биберштейна в ряде случаев представляла большие затруднения, так как в гербарии отсутствовали пометки самого Биберштейна с указанием типовых экзemplаров, гербарий находился в неакклепном состоянии, многие виды были размещены вместе на одних и тех же листах, а в некоторых случаях этикетки были сдвинуты или перепутаны.

В связи с этим, в последние годы была предпринята весьма трудоемкая работа по систематизированию коллекции Биберштейна. В частности, после тщательного просмотра гербария и наведения библиографических справок было произведено выде-

ление типовых аутентичных экзemplаров. Путем сличения почерков, дат, нумерации, использования литературных источников, а также изучения самих гербарных экзemplаров, удалось правильно разместить этикетки и тем самым устранить затруднения при пользовании гербарием.

В дальнейшем, при подготовке издания «Гербарий типов растений Кавказа» к печати, в него будет включен и список видов, открытых Биберштейном, с соответствующими критическими комментариями.

Таким образом, в настоящее время гербарий Маршалла Биберштейна стал вполне доступным для исследований и впредь будет служить ценным первоисточником при ботанических изысканиях в области систематики растений.

Литература

Marschall von Bieberstein F. A. (1798). Tableau des provinces situées sur la côte occidentale de la Mer Caspienne entre les fleuves Terek et Kour. — Marschall von Bieberstein F. A. (1800). Beschreibung der Länder zwischen den Flüssen Terek und Kur am Caspischen Meere. — Marschall von Bieberstein F. A. (1808—1819). Flora Taurico-Caucasica exhibens stirpes phaenogamas, in Chersoneso Taurica et regionibus Caucasicae sponte crescentes. Charkoviae. T. I, 1808; T. II, 1808; T. III. Supplementum, 1819. — Marschall von Bieberstein F. A. (1810—1843). Centuria plantarum rariorum Rossiae meridionalis praesertim Tauriae et Caucasii iconibus descriptionibusque illustrata. Pars I, 1810; pars II, decas I—III, 1832—1842.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 X 1964).

УДК 582.675.3 (477.74)

Т. М. Гольд

О БИОЛОГИИ *LEONTICE ODESSANA* FISCH.
В ОКРЕСТНОСТЯХ ОДЕССЫ

С 1 рисунком

Leontice всегда привлекала внимание ботаников, изучавших флору наших южных степей. Еще Александр Нордман в прошлом столетии заинтересовался этим оригинальным растением. В работе «О городе Одессе в естествоиспытательном отношении» Нордман (1837) дает обзор наиболее характерных дикорастущих растений окрестностей Одессы; так, на стр. 9 мы находим: «Полную собственность Одессы составляет *Leontice odessana*, небольшой цветок, которой весной весьма рано венчается прекрасною желтою коронкою; странно, что цветы этой породы встречаются только на далеком расстоянии отсюда, именно на Алтае, в Сибири. На всем пространстве между Новороссию и этим хребтом их нет».

Leontice относится к сем. *Berberidaceae*. В Советском Союзе насчитывается 8 видов рода *Leontice* («Флора СССР», 1937). На юге УССР произрастает один из этих видов, который старые авторы (И. Шмальгаузен, Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров, И. К. Пачоский, П. С. Шестериков и др.) называли *Leontice altaica* Pall.

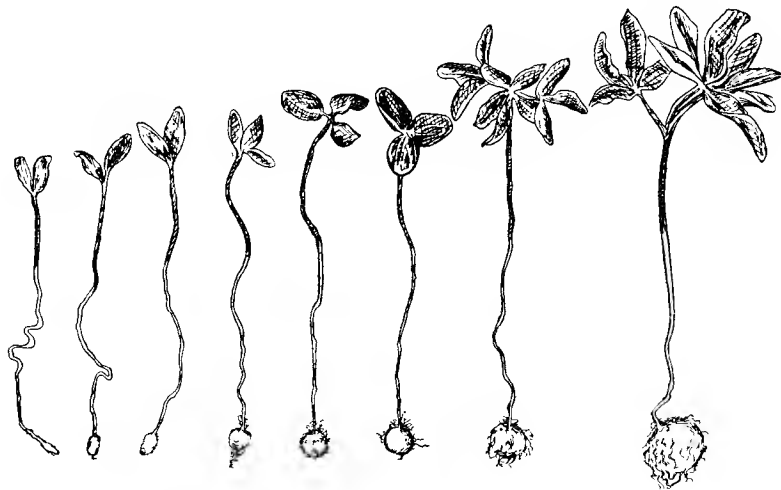
Однако из *Leontice altaica* Pall. Фишером был выделен отдельный вид *L. odessana*. *L. odessana* отличается от *L. altaica*, произрастающей на Алтае, лишь незначительными морфологическими признаками. Наиболее подробные данные по морфологии, систематике и биологии *Leontice* приводят ботаники Одессы и Николаева — Г. А. Боровиков (1909), П. В. Крыжевский (1910, 1915а, 1915б), П. С. Шестериков (1912) и др.

Помимо своих интересных биологических особенностей, еще недостаточно изученных, *Leontice* привлекает внимание ботаников своим прерывистым ареалом. Этим вопросом заинтересовался Крыжевский, изучавший много лет флору окрестностей Николаева и уделявший особое внимание невыясненной проблеме ареала этого растения. На основании своих наблюдений он пришел к выводу о возможном занесении *Leontice* на юг Украины человеком. Эти взгляды Крыжевского вызвали полемику среди ботаников; вопрос о причинах прерывистого ареала *Leontice (altaica) odessana* до сих пор остается открытым.

Распространение *Leontice odessana* Fisch. и близкого вида *L. altaica* Pall. такова. *L. odessana* встречается в Добрудже, а в пределах Советского Союза — в приморской Украине, в окрестностях Одессы и в южных районах Одесской области — в окрестностях Николаева, Вознесенска, Кривого Рога (по данным М. И. Котова). *Leontice altaica* распространена на Алтае и в Джунгарии (Средняя Азия).

На протяжении нескольких лет (1956—1959 гг.) нами проводились наблюдения над *Leontice odessana* в окрестностях Одессы от начала вегетации до образования плодов и семян. Нашей основной задачей было выяснить, каким образом происходит размножение *Leontice*. Как известно, *L. odessana* — растение многолетнее, с подземным

клубнем, содержащим большое количество питательных веществ. Клубни глубоко погружены в тяжелую глинистую почву, богатую кальцием. Клубни шаровидные, сверху покрыты пробковой тканью. По объему и весу они весьма разнообразны, от совсем маленьких до сравнительно больших, весом свыше 10 г. Нами было взвешено большое количество клубней *Leontice*, вес их колебался от 0.5 до 11.5 г. Диаметр клубня — от 2—3 до 30 мм. В литературе до сих пор не описано, как образуется молодой клубень *Leontice*. Проследить судьбу семян и всходов в природных условиях трудно. Осенью 1958 г. мы выселили семена в цветочные горшки и закопали их вровень с землей, но весной 1959 г. всходы не появились. По-видимому, для прорастания семян *Leontice* требуется комплекс каких-то условий, которые мы не учли. В конце марта 1959 г. в Холодной Балке при внимательном осмотре нами были обнаружены многочисленные молодые побеги *Leontice*. Молодые побеги имели по одному сложному листу. Раскопать клубни *Leontice* трудно, так как стебель очень тонкий и легко отрывается; тем не менее мне удалось раскопать молодые экземпляры целиком с клубнями. Клубни почти белого или кремового цвета и очень малы. Молодые побеги с тремя листочками имеют клубень темного покрупнее и более темной окраски (см. рисунок).



Формирование клубня *Leontice odessana* Fisch.

Для решения вопроса о формировании и возрасте клубней *Leontice* требуются специальные исследования. Весной при выкапывании клубней из почвы можно видеть, что они имеют один или несколько побегов. Молодые листья обычно свернуты спирально и окрашены антоцианом. Листья развиваются медленно и только к концу цветения достигают максимальной величины. Г. А. Боровиков (1909) обнаружил у *Leontice* еще одну интересную особенность — способность развивать на подземной части стебля «корневые волоски». Образование корневых волосков совпадает с временем интенсивного роста листьев и почти полным прекращением роста подземной части стебля. Корневые волоски подземной части стебля остаются живыми в продолжение всего периода вегетации растения. Клубни *Leontice* иногда повреждаются и выгрызаются личинками насекомых.

В статье В. Ф. Пастернацкой (1927) приводится сводная таблица фенологических наблюдений над дикорастущей флорой Одессы за десятилетие (1916—1926), для *Leontice* отмечается амплитуда зацветания с первых чисел февраля до начала апреля.

В те годы, когда в Одессе наблюдается холодная весна, многие эфемеры, а также и *Leontice* зацветают в конце марта. Цветение *Leontice* обычно неровное, в зависимости от условий местопрорастания особи оно растягивается на несколько дней. В момент полного цветения высота побегов достигает 22—24 см, средняя высота побега — 14—16 см. В отдельных случаях, особенно у растений, обитающих на дне балки или попавших в расщелину известняка, длина побега от клубня достигает 35—36 см. Количество побегов из одного клубня — от 1 до 6. Количество цветков в одном соцветии варьирует от 5 до 12.

Вопрос об опылении *Leontice* не выяснен. Нами наблюдалось посещение ее цветков пчелами. После отцветания соцветия поникают, нижние цветки опадают, меняется ярко-желтая окраска, части околоцветника белеют.

Согласно нашим наблюдениям, *Leontice* не поедается домашними животными, а также не вытравливается ими, так как выпас скота начинается поздно, когда *Leontice* уже заканчивает свою вегетацию. Несравненно большую опасность для *Leontice* представляет человек, который истребляет ее ради продажи.

Развитие плодов происходит медленно, они созревают на протяжении всего апреля и начала мая. Количество коробочек на особи варьирует от 2 до 10.

Встречаются плоды с одним сформировавшимся семенем, двумя, тремя, но все же преобладают плоды с нормально развитыми четырьмя семенами. Семена созревают при

раскрытой коробочке. Они овальной формы, сохраняют зеленый цвет долго и только за день до полного созревания буреют и тогда легко опадают. Длина семян 4—4.5 мм, ширина 2—2.5 мм. При хранении они значительно темнеют. В Холодной Балке нами были собраны семена *Leontice* в 1958 г. 14 мая, в 1959 г. — 10 мая.

Местными жителями истребляются как *Leontice*, так и другие весенние эфемеропиды, которые вследствие своей декоративности привлекают внимание множества «охотников». На рынках Одессы они привозят мешками *Crocus reticulatus* Stev., *Colchicum montanum* L., *Adonis vernalis* L. и другие виды ранневесенней флоры. Такое эндемичное растение, каким является *Leontice odessana* Fisch., требует особого внимания.

Украинскому обществу охраны природы следует позаботиться об охране *Leontice* и других важнейших элементов украинской флоры.

Л и т е р а т у р а

А н н е п к о в Н. И. (1878). Ботанический словарь. — Б о р о в и к о в Г. А. (1909). Новые данные для анатомии *Leontice altaica* Pall. Зап. Новороссийск. общ. естествоиспытат., 33. — К о т о в М. И. (1922). *Leontice altaica* Pall. в Сибирю. Украинск. ботанич. журн., 2. — К р ы ж е в с к и й П. В. (1910). Заметка о *Leontice altaica*. Природа. Журн. Николаевск. общ. любит. природы, 1. — К р ы ж е в с к и й П. В. (1915a). К сведениям о *Leontice altaica*. Природа, журн. Николаевск. общ. любит. природы, 2. — К р ы ж е в с к и й П. В. (1915b). К сведениям о *Leontice altaica*. Бюлл. Харьковск. общ. любит. природы, 2. — Н о р д м а н А. Д. (1837). О городе Одессе в естествоиспытательном отношении. Листки общества сельского хозяйства южной России, 4. — П а с т е р н а ц к а я В. Ф. (1927). Фитофенологические наблюдения в окрестностях Одессы за десятилетие с 1916 по 1926 г. Журн. русск. бот. общ., 3. — С т а н к о в С. С., В. И. Т а л и е в. (1949). Определитель высших растений европейской части СССР. — Ф е д ч е н к о Б. А., А. Ф. Ф л е р о в. (1910). Флора Европейской России. — Ф л о р а СССР. (1937). 7. Сем. *Berberidaceae*. — Ш е с т е р п к о в П. С. (1912). Определитель растений окрестностей Одессы.

Научная библиотека
Одесского университета
им. И. И. Мечникова.

(Получено 2 XII 1963).

УДК 581.526.425 (471.311)

К. В. Киселева

ОСИНИКИ КЛИНСКО-ДМИТРОВСКОЙ ГРЯДЫ И ИХ ДИНАМИКА

Основную массу лесов Московской области в настоящее время составляют мелколиственные насаждения. На их долю, по данным Б. А. Кравченко (1953), приходится 62% покрытой лесом площади, в то время как еловые леса занимают 15%, а дубовые — лишь 2% общей лесной площади. Изучение динамики мелколиственных лесов, и в частности осинников, приобретает поэтому первостепенное значение, так как его результаты позволяют наметить кратчайшие пути восстановления в области ценных лесов из коренных пород. Ниже излагаются некоторые результаты полевых исследований автора, проводившихся в 1957—1959 гг.

Осинники занимают в Московской области 23% лесной площади (Кравченко, 1953) и распространены главным образом на Клинско-Дмитровской гряде и ее южных склонах. Клинско-Дмитровская гряда представляет собой, как известно, один из наиболее интересных в ботаническом отношении естественных районов Московской области. Значительная облесенность территории (особенно в административных районах — Рузском, Истринском, Ново-Петровском, Дмитровском и Загорском) сочетается здесь с необычным для области разнообразием древесных пород. На гряде обычны, а иногда встречаются в значительном количестве редкие в других местах области ясень, ильм, вяз, клен и лесная яблоня (*Malus silvestris*).¹ В то же время сосновые леса, служащие характерным элементом большинства ландшафтов Московской области, на гряде полностью отсутствуют на минеральной почве и наблюдаются лишь на небольших и крайне редких здесь верховых болотах. Травяной покров лесов Клинско-Дмитровской гряды также весьма богат и разнообразен. Здесь широко распространены и местами обильны такие более или менее редкие для области растения, как *Festuca silvatica*, *Cinna latifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Anemone nemorosa*, *Alliaria officinalis*, *Sanicula europaea*, *Salvia glutinosa*, *Asperula odorata*.

Осинники являются наиболее интересной во флористическом и фитоценологическом отношении лесной формацией гряды. Прежде всего они привлекают внимание наличием широколиственных пород в их древостое и богатством травяного яруса, состоящего почти целиком из видов дубравного широколиственного.

¹ Названия растений приводятся по VII изданию «Флоры средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1940 г.).

Все осинники гряды распадаются на два эколого-флористических варианта, которые мы условно обозначаем здесь как «типы леса».¹

Вершины и склоны холмов, одетые суглинистыми средне- или слабоподзолистыми почвами, заняты типом *Tremuletum asperulosum odoratae*. В возрасте 40—60 лет участки этого типа представляют собой многоярусные насаждения с полнотой, близкой к единице, и сомкнутостью крон 0.8. I ярус представлен осиной высотой в 25—27 м при диаметре на высоте груди 30 см. II ярус образован широколиственными породами — кленом и ясенем. В густом подлеске господствует орешник с примесью бересклета, жимолости, волчьего лыка и калины. Травяной покров представлен видами дубравного широколиственного и обнаруживает большое флористическое богатство; в нем доминирует *Asperula odorata* (сop.₁ — сop.₃), причем кондоминантами могут быть *Carex pilosa* и *Pulmonaria obscura*. Кроме них, встречаются *Dryopteris filix mas*, *D. linnaeana*, *D. spinulosa*, *Athyrium filix femina*, *Equisetum pratense*, *E. silvaticum*, *Milium effusum*, *Melica nutans*, *Festuca silvatica*, *Bromus benekeii*, *Brachypodium silvaticum*, *Majanthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Paris quadrifolia*, *Neottia nidus avis*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Actaea spicata*, *Aconitum excelsum*, *Ranunculus cassubicus*, *Rubus saxatilis*, *Geum urbanum*, *Vicia silvatica*, *Lathyrus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Mercurialis perennis*, *Viola mirabilis*, *Sanicula europaea*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum*, *Adoxa moschatellina*, *Campanula latifolia*, *C. trachelium*. Небольшие поляны или прогалины заняты лугово-лесными видами; *Deschampsia caespitosa*, *Orchis maculata*, *Trollius europaeus*, *Vicia sepium*, *Geranium silvaticum*, *Hypericum quadrangulum*, *Angelica silvestris*, *Ajuga reptans*, *Brunella vulgaris*, *Veronica chamaedrys*, *Crepis paludosa*.

К богатым и влажным аллювиальным и делювиальным почвам в понижениях между холмами, которые нередко прорезаны руслами небольших лесных рек, приурочены сообщества второго типа, который можно обозначить как *Tremuletum caricosum silvaticae*. В зрелом возрасте насаждения этого типа четырехъярусны: I ярус образован осиной высотой в 20—25 м и диаметром 30 см с большей или меньшей примесью ильма *Ulmus scabra* и вяза *U. laevis*, II ярус представлен ясенем и черемухой 10—12 м высоты, III ярус — орешником высотой в 4 м. В травяном покрове преобладают нитрофильные виды, отсутствующие в предыдущем типе: *Struthiopteris filicastrum*, *Poa nemoralis*, *Agropyron caninum*, *Carex silvatica*, *Urtica dioica*, *Stellaria nemoralis*, *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna*, *Alliaria officinalis*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*, *Impatiens noli-tangere*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Stachys silvatica*, *Cirsium oleraceum*. Кроме того, в покрове этого типа встречается также большинство видов, указанных для *Tremuletum asperulosum odoratae*. Интересно, однако, полное отсутствие весьма обычной в предыдущем типе *Sanicula europaea*.

Таким образом, в осинниках Клиско-Дмитровской гряды сосредоточены все виды, свойственные широколиственным лесам этого района, причем наиболее редкие виды, такие как *Bromus benekeii*, *Polygonatum multiflorum*, *Sanicula europaea* на сплошном фоне *Asperula odorata* присутствуют буквально на каждой пробной площади, в то время как в дубовых лесах они значительно менее распространены, а *Asperula odorata* никогда не образует сплошного покрова, встречаясь лишь изредка небольшими группами. Описанный выше двучленный экологический ряд осинников характерен для всей территории Клиско-Дмитровской гряды в границах Московской области. Флористический состав каждого из двух типов весьма постоянен и почти одинаков повсюду от линии Волоколамск—Наро-Фоминск, служащей западной границей локального ареала *Asperula odorata* в Московской области.

В отношении динамических тенденций осинники каждого из описанных выше типов распадаются на две группы. Одна из них находится в состоянии демулационного превращения в дубраву; другая, напротив, не обнаруживает никаких признаков такой смены. Рассмотрим оба случая для типа *Tremuletum asperulosum odoratae*, занимающего наибольшую площадь и хозяйственно более важного.

В Рузском, Дмитровском и Загорском административных районах, там где местами хорошо сохранились участки широколиственных (дубовых) лесов, повсюду можно наблюдать все стадии смены осинников дубравой. Молодые осинники возникают в результате сплошных рубок еловых лесов в возрасте 80—100 лет (ассоциации *Piceetum nemorosum* и *P. compositum*) или смешанных елово-дубовых лесов, в которых отсутствует возобновление ели (Киселева, 1962). В первый же год лесосека покрывается корнеотпрысковой осиной, высота которой через 3—4 года достигает 4—6 м. Помимо осины, составляющей I ярус, в насаждении обычно присутствуют отдельные кустарники, не образующие яруса и сохранившиеся или отросшие после рубки: *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum*, *Sorbus aucuparia*. В большинстве случаев в молодых осинниках отмечено наличие дубового подроста высотой в 2.5—3.5 м, который в виде торчков присутствовал в старых ельниках. Часто встречаются единичные экземпляры ели, которые в дальнейшем могут войти в состав I яруса, не оказывая заметного влияния на характер травяного покрова и не являясь очагом расселения ели.

Травяной покров 6—12-летних осинников носит в основном дубравный характер, однако доминанты в нем, как правило, отсутствуют или лишь намечаются. Примером такого сообщества может служить 12-летний осинник, описанный нами в 6 квартале

¹ Объем статьи позволяет лишь указать, что эти единицы характеризуются постоянным флористическим составом, определенной экологической приуроченностью и определенной сменой господства в ходе онтогенеза сообщества.

Шараповского лесничества Загорского лесхоза (к западу от дер. Алексеево). Высота осин 8—9 м, II ярус образован орешником, рябиной и жимолостью. Единично встречается волчий лык. В подросте клен и дуб высотой 2—3 м (см таблицу, площ. 48).

Состав травяного покрова
в естественных лесонасаждениях типа
Tremuletum asperulosum odoratae

Виды	Номер пробных площадей					
	48	49	55	17	44	35
<i>Dryopteris filix mas</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.
<i>D. linnaeana</i>	—	—	sol.	—	sol.	sol.
<i>D. spinulosa</i>	sol.	sol.	sol.	—	—	—
<i>Athyrium filix femina</i>	—	—	sol.	un.	sol.	—
<i>Equisetum pratense</i>	—	sol.	sol.	un.	sol.	sol.
<i>Milium effusum</i>	—	—	sol.	—	sol.	sol.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	—	sol.	—	sol.	—	—
<i>Melica nutans</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Festuca silvatica</i>	—	—	sol.	—	sol.	—
<i>Bromus benekeii</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Brachypodium silvaticum</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Carex pilosa</i>	sol.	sol.	sol.	cop. ₁	—	—
<i>Majanthemum bifolium</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Polygonatum multiflorum</i>	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Convallaria majalis</i>	—	—	—	sol.	—	—
<i>Orchis maculata</i>	—	—	sol.	—	—	—
<i>Neottia nidus-avis</i>	sol.	—	sol.	—	—	—
<i>Asarum europaeum</i>	sol.	sol.	—	sol.	sol.	—
<i>Stellaria holostea</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Trollius europaeus</i>	—	—	—	—	—	sol.
<i>Actaea spicata</i>	—	—	sol.	—	—	sol.
<i>Aconitum excelsum</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Ranunculus cassubicus</i>	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.	sp.
<i>Rubus saxatilis</i>	sol.	—	sol.	sol.	—	sol.
<i>Geum urbanum</i>	sol.	sol.	sol.	—	—	—
<i>Vicia sepium</i>	—	—	sol.	sol.	—	—
<i>Lathyrus vernus</i>	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Geranium silvaticum</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Oxalis acetosella</i>	sol.	—	sol.	—	—	sol.
<i>Hypericum quadrangulum</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Mercurialis perennis</i>	—	—	—	sol.	—	—
<i>Viola mirabilis</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
<i>Epilobium montanum</i>	—	—	sol.	—	—	—
<i>Sanicula europaea</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Aegopodium podagraria</i>	—	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.
<i>Pulmonaria obscura</i>	sp.	cop. ₁	sp.	cop. ₁	sol.	sol.
<i>Ajuga reptans</i>	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
<i>Galeobdolon luteum</i>	—	—	—	sol.	sol.	—
<i>Veronica chamaedrys</i>	sol.	—	sol.	sol.	—	sol.
<i>Asperula odorata</i>	sp.	sp.	cop. ₃	sol.	cop. ₃	cop. ₃
<i>Campanula latifolia</i>	—	—	sol.	un.	—	—
<i>Crepis paludosa</i>	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.

В 20-летнем возрасте осинники трехъярусны: I ярус — осина 12—14 м высотой, II ярус — дуб и клен высотой 8 м и III ярус — орешник высотой 3—4 м. В травяном покрове доминирует *Pulmonaria obscura* (см. таблицу, площ. 49; Загорский р-н, в двух километрах к северу от дер. Колыванки).

В возрасте 40 лет осинные леса представляют собой насаждения, где на долю дуба приходится уже заметный процент участия, который в дальнейшем все более увеличивается. Примером может служить описание № 55, сделанное в 17-м квартале Шараповского лесничества Загорского лесхоза (между дер. Шильды и Ляшино). I ярус образован осиной и дубом (70с3Д) высотой 20 м, II ярус высотой 3 м представлен орешником с примесью рябины, бересклета, волчьего лыка и лесной яблони. В подросте клен, ясень и дуб, которые по высоте можно отнести ко II ярусу. Травяной покров состоит из видов дубравного широколиственного с господством *Asperula odorata* (см. таблицу, площ. 55).

И, наконец, в возрасте 60 лет осинники переходят в дубраву, обычно имеют состав 60с4Д (редко 50с5Д) и представляют собой насаждение с I ярусом высотой 22—

25 м и II ярусом высотой 3 м из орешника с примесью других кустарников. Подрост из широколиственных пород (в основном дуба) равномерно размещен по всей площади. В травяном покрове доминирует *Carex pilosa* (см. таблицу, площ. 17; Загорский р-н, Воздвиженское лесничество, кв. 23, к западу от дер. Кресты).

В дальнейшем дуб постепенно замещает осину, выпадающую из древостоя в процессе старения, и сукцессионный ряд заканчивается дубравой, которая в условиях исследованного района является климаксом.

Осинники второй группы особенно характерны для Ново-Петровского административного района. В этом районе на десятки километров тянутся осиновые леса различного возраста, совершенно не обнаруживающие тенденции к какой-либо смене. Под их пологом возобновляются лишь ясень и клен, иногда довольно обильно. Однако эти породы никогда не выходят в I ярус, в лучшем случае достигая высоты 10—12 м. Возобновление дуба и ели совершенно отсутствует во всех обследованных нами насаждениях, независимо от их возраста. Создается впечатление, что эти осинники могут существовать неопределенно долго. Осина и лесосеки в них в первый же год покрываются корневыми отпрысками осины, создающими через 4—5 лет молодое осиновое насаждение. Интересно отметить, что характер травяного покрова (состав и господство) в осинниках этой группы практически не меняется в пределах наблюдавшихся нами возрастов древостоя (5—60 лет).

Примером могут служить описания, сделанные в Ново-Петровском р-не. Площадки 44 и 35 заложены между дер. Денежкино и Поспелиха, одна в 60-летнем осиннике (высота осин 23—25 м), II ярус в котором составлен кленом 12 м высоты, а III ярус образован орешником, и другая в 10-летнем осиннике, возникшем после рубки сложного ельника. В обоих случаях доминирует *Asperula odorata* (см. таблицу).

На флористическое богатство некоторых осиновых лесов в ряде районов и на их устойчивость в динамическом отношении не раз указывалось в литературе. А. А. Григорьев (1931) высказывает предположение, что подобные осинники с чертами широколиственных лесов в некоторых районах Ленинградской области представляют собой не временное насаждение, а устойчивую ассоциацию, которая может существовать неопределенно долгое время. По его мнению, эти осинники в ряде случаев в ходе исторического развития растительности сменили в послеледниковое время, наравне с ельниками, широколиственные леса и, таким образом, они являются достаточно древними образованиями. На реликтовый характер осинников с покровом широколиственной травы указывали также С. С. Ганешин (1927), Ю. Д. Цинзерлинг (1932) и в последнее время А. А. Ниценко (1959).

Материалы наших исследований, проводившихся в Московской области, позволяют, как нам кажется, предложить более простое объяснение природы этих своеобразных сообществ.

Прежде всего никакого сомнения не вызывает вторичность наших осинников — не только сменяющихся дубом, но и устойчивых. Остатки дубовых и еловых пней значительного диаметра, повсюду встречающихся в более молодых насаждениях обеих групп, свидетельствуют о том, что эти насаждения образовались в результате сплошных рубок в дубовых или елово-дубовых лесах. В отдельных случаях удается найти уцелевшие 100—150-летние маяки ели, принадлежавшие к уничтоженному рубкой древостою. Здесь можно отметить, кстати, полное отсутствие возобновления ели в осинниках гряды, даже в соседстве вышеуказанных семенников или примыкающих стен ельника. Ель возобновляется лишь в очень сильно нарушенных чрезмерным выпасом участках осинника, примыкающих к селениям. Уничтожение подлеска приводит в таких лесах к смене широколиственного покрова разреженным лугово-лесным.

Далее, наши сравнительно многочисленные наблюдения показали, что «устойчивые» осинники во всех случаях располагаются на тех территориях, где на больших площадях, измеряемых десятками и даже сотнями квадратных километров, совершенно отсутствуют не только дубовые леса, но и отдельные экземпляры дуба. Напротив, во всех случаях, когда наблюдается нормальная смена осинников дубравой, в непосредственной близости от этих осинников легко обнаружить участки старых дубрав или группы плодоносящих дубов.

Указанная корреляция, наблюдающаяся на всей обследованной нами территории, позволяет предположить, что причиной сукцессионной устойчивости осинников является отсутствие приноса желудей под их полог, что, конечно, делает невозможной смену их дубравой. Иначе говоря, эти осинники представляют собой субклимакс (Сlements, 1916), т. е. стадию сукцессии, длительное существование которой обуславливается постоянно действующим внешним фактором. В данном случае таким «задерживающим фактором» является отсутствие семян деревьев дуба, препятствующее его возобновлению в осинниках.

Как уже говорилось, подобные осинники возникают в результате сплошных рубок в дубравах, елово-дубовых насаждениях и сложных ельниках. Существует еще один путь их образования, представляющий значительный теоретический интерес. Они возникают естественным путем, без вмешательства человека, в результате старения и разрушения еловых древостоев в сложных ельниках при отсутствии приноса желудей (Киселева, 1962). Таким образом, осина замещает здесь в сукцессионном ряду отсутствующий дуб. Это еще раз показывает отпосредственность донные существующих представлений о «коренных» и «временных» породах.

Насколько позволяют судить наши материалы, субклимаксовые осинники существуют неопределенно долго. При разрушении перестойных насаждений образующиеся окна вновь занимаются корнеотпрысковой осиной. Более детальные стационарные

наблюдения над онтогенезом субклимаксовых сообществ были бы весьма полезны для познания природы субклимакса и его внутренней динамики. Поэтому было бы целесообразно исключить из рубки и взять под охрану небольшие участки таких осинников.

Субклимаксовый характер описанных насаждений следует учитывать при их эксплуатации. Применение соответствующих лесохозяйственных мероприятий несомненно позволило бы сравнительно быстро перевести эти насаждения в дубравы.

Л и т е р а т у р а

Ганешин С. С. (1927). О реликтовом характере леса некоторых естественно-исторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии. Юб. сб., посвященный И. П. Бородину. — Григорьев А. А. (1931). Материалы к географии восточной окраины Ленинградского округа. Тр. геоморф. инст. АН СССР, 1. — Киселева К. В. (1962). К вопросу о взаимоотношениях ели и дуба в Московской области. Вестн. МГУ, сер. VI, 4. — Кравченко Б. А. (1953). Леса Московской области. — Ниценко А. А. (1959). Очерки растительности Ленинградской области. — Цинзерлинг Ю. Д. (1932). География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. геоморф. инст. АН СССР, 4. — Clements F. E. (1916). Plant succession.

Ботанический сад
Московского государственного
университета им. М. В. Ломоносова,
Москва.

(Получено 15 IV 1963).

УДК 551.481.2 (471.505)

А. Д. Смирнова

КЛЮЧЕВЫЕ БОЛОТА ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОСЕЛКА СРЕДНЯЯ УСЬВА (СРЕДНИЙ УРАЛ)

Как известно, ключевыми называют болота, питаемые водами ключей или водами выклинивающегося на поверхность почвы водоносного горизонта. Они расположены обычно на склонах или у их подножия. Это болота богатого минерального питания. В русской литературе ключевые болота охарактеризованы недостаточно. Перечень работ, посвященных специально этому вопросу невелик (Богдановская-Гненф, 1926; Самбук, 1930; Генкель и Остаева, 1933; Юрковская, 1958). Известна также монография П. Хаваса (Havas, 1960) о склоновых и в том числе ключевых болотах восточной Финляндии. Поэтому, нам кажется, что предлагаемые фактические материалы сбора 1946 г. на Среднем Урале представляют некоторый интерес для последующих обобщений.

Три изученных болота¹ находятся в Пермской области близ пос. Средняя Усьва (59°00' с. ш., 59°00' в. д.). Этот район входит в провинцию горных болот Урала и граничит с северными частями равнинной зоны выпуклых олиготрофных торфяников, для которых типичен грядово-мочажинный комплекс (Кац Н. Я., 1948). Болота лежат в обширной межгорной котловине на высоте около 300 м над ур. м., где коренной тип растительности представлен пихтово-еловой тайгой с кедром и чернично-зеленомошным ковром.

Болото «Ночник», размером около 300×150 м, расположено к северу от поселка на легкой отлогости с уклоном 2°. Выше болота — березняк разнотравный, ниже — лощина с ручьем, поросшая ивняком с крупнотравьем (*Polygonum bistorta*, *Geranium silvaticum* L., *Filipendula ulmaria*, *Ligularia sibirica*) и осоками. Увлажнение на болоте избыточное. Поверхность мелкоочковатая. Кочки плоские, d^2 30—40 см, h^2 до 10—15 см. Почва торфяная. Мощность торфа до 2.5 м. Степень разложения торфа по глазомерной оценке 25—30%. О составе торфа данных нет. В середине болота имеются 4 мочажинки ключевого происхождения. Из деревьев и кустарников на болоте кое-где встречаются *Betula pubescens* Ehrh. $h=0.5$ —1.5 м и *Salix phylicifolia* L. Болото представлено ассоциацией *Polygonum bistorta*—*Carex dioica*—*Sphagnum warnstorffianum*+*Aulacomnium palustre*. В табл. 1 дано описание площадки в 100 м². Аспект желтовато-зеленый, дается осоками, с вкрапленными розоватыми пятнами от массы цветущего *Polygonum*. Общее покрытие травостоя 20%. I ярус, $h=30$ —50 см, сложен *Polygonum* и *Carex inflata*. Во II ярусе, $h=15$ см, господствует *Carex dioica*. Повышенным обилием выделяется также *Rumex acetosa*, находящийся в основном в вегетативном состоянии. У прочих компонентов травостоя хорошо выражена генеративная фаза, за исключением *Trientalis europaea*. Моховой покров дает покрытие 100%, с явным преоблада-

¹ В исследовании их принимала участие студентка Горьк. ГУ Г. С. Чаадаева.
² d — диаметр, h — высота.

нием *Sphagnum warnstorffianum* и *Aulacomnium palustre*.¹ Соответственно микрорельефу, на повышенных местах больше *Polygonum* и *Sphagnum warnstorffianum*, а на пониженных преобладают *Carex dioica* и *Aulacomnium* с куртинками *Paludella squarrosa* и *Tomenthypnum nitens*. Редко встречаются на болоте *Equisetum palustre* и *Saussurea parviflora* DC. Кое-где на плоских кочках видны куртинки *Polytrichum strictum*.

В верхней части склона на болоте имеются два бугра олиготрофного типа. Один бугор, $h=0.5$ м, $d=5$ м, — с господством *Sphagnum fuscum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Oxycoccus microcarpa* (см. табл. 2). Среди бугра есть кочки *Carex wiluica*. По микропонижениям поверхности бугра встречаются печеночники и лишайники. Второй бугор вытянут в виде гряды длиной 12 м, шириной 4 м, высотой 0.5 м. От первого он отличается в основном наличием березы высотой 4—7 м, обильных *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium uliginosum*.

Болото Журавлиное, размером около 800×200 м, расположено к юго-востоку от поселка на незаливаемой террасе долины р. Усьвы, вытянуто вдоль горы. В середине болота есть образованные родниками мочажины с чистой и холодной водой, глубина воды в них достигает 2.5—3 м. Здесь отмечены ассоциации: 1) *Polygonum bistorta*—*Carex dioica*—*Aulacomnium palustre*; 2) *Polygonum bistorta*—*Carex dioica*—*Aulacomnium palustre*+*Sphagnum*; 3) *Rumex acetosa*—*Carex inflata*—*Poa turfosa*—*Aulacomnium palustre*; 4) *Carex lasiocarpa*—*Carex dioica*—*Aulacomnium palustre*; 5) *Betula pubescens*—*Carex lasiocarpa*—*Sphagnum apiculatum*. Последняя ассоциация приурочена к более обводненной части болота, в ней господствуют *Carex lasiocarpa* — сор.₂ и *Sphagnum apiculatum* Н. Lindb. — сор.₃. Среди них встречаются *Carex inflata*, *Eriophorum vaginatum*, *Oxycoccus* и *Polytrichum strictum*. Береза высотой 2—4 м, встречается рассеянно. Третья и четвертая ассоциации преобладают. Приводим описание площадки в 100 м² третьей ассоциации (см. табл. 1). Поверхность мелкокочковатая. Почва торфянистая. Изредка встречается *Betula pubescens*, $h=0.5$ —5 м. В I ярусе, $h=45$ —55 см, травяно-кустарничкового покрова изобилуют цветущий *Rumex acetosa* и *Carex inflata* (вегетирует). Во II ярусе, $h=20$ —25 см, много *Poa turfosa* и заметно участие *Saxifraga hirculus*. В моховом покрове преобладает *Aulacomnium palustre*.

Представляют интерес встречающиеся здесь крупные (в несколько квадратных метров) приподнятые куртины *Polytrichum strictum*, то чистые, то со значительной примесью *Sphagnum angustifolium* и наличием *Cladonia*. Эти куртины указывают как бы на начало олиготрофизации болот. Три имеющиеся на Журавлином болоте типичные олиготрофные бугра являют собою дальнейшую стадию развития олиготрофных куртин *Polytrichum* среди ключевого евтрофного болота. Один из бугров, $d=10$ м, h до 35 см, покрыт *Sphagnum fuscum* и олиготрофными цветковыми растениями, среди которых по микропонижениям разбросаны лишайники. Другой бугор, длиной 15 м, шириной 11 м, высотой 60—65 см, с кочковатой поверхностью (кочки $h=40$ —50 см и $d=50$ —110 см). На бугре — 20 экз. *Betula pubescens* $h=4$ —6 м, 2 экз. *Pinus silvestris* L. и два чахлах дерева *Picea obovata* Ldb. В травяно-кустарничковом покрове обильны *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus* и *Vaccinium uliginosum* (см. табл. 2). Моховой покров бугра состоит из *Sphagnum fuscum*.

Третье обследованное нами болото, не имеющее названия, расположено к востоку от поселка на незаливаемой террасе долины р. Усьвы вдоль ее коренного берега. Мощность торфа около 1.5 м. По окраине болота растительность представлена ассоциацией *Carex diandra*+*Carex inflata*—*Sphagnum warnstorffianum*. Приводим сделанное здесь описание площадки в 100 м² (см. табл. 1). Поверхностный слой торфа сильно разложившийся, темно-бурой окраски. Поверхность кочковатая. Кое-где встречаются небольшие экземпляры *Salix phylicifolia*, *Lonicera coerulea* L. и всходы *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. В травостое, наряду с ведущими видами — *Carex diandra* и *C. inflata*, довольно обильны *Equisetum palustre* и *Rumex acetosa* (большая часть в вегетативном состоянии). Моховой покров с преобладанием *Sphagnum warnstorffianum* и значительным участием *S. angustifolium* и *Aulacomnium palustre*.

На болоте без названия встречаются облесенные участки типа «согр». Приводим описание площадки в 100 м² ассоциации *Betula pubescens*—*Carex wiluica*—*Comarum palustre*—*Sphagnum warnstorffianum*. Увлажнение избыточное переменное, с поверхности болото пересохшее. Почва торфяная. В горизонте 0—14 см плохо разложившийся буроватый торф, ниже, до 45 см, хорошо разложившийся коричневатый торф. Вода просачивается из стенок ямы с глубины 27 см. Поверхность болота кочковатая, кочки узкие, высокие, $d=25$ —35 см, $h=40$ —50 см, до 50 штук на 100 м². Кроме того, много кочек среднего и мелкого размера. Древостой сомкнутостью 0.3 и $h=3$ —6 м. Береза, $d=3$ —5 см, в числе 13 групп (до 3 штук в группе) с искривленными стволами. Ель (7 экз.) очень угнетена, с узкой кроной, покрытая лишайниками. В подросте: ель и береза — ср., кедр — сол. В подлеске: *Juniperus communis* L., *Salix pentandra* L. — сол., *Lonicera coerulea* — сол. Подрост и подлесок $h=1$ —2 м, сомкнутостью 0.1. Травяно-кустарничковый покров I яруса $h=45$ —50 см, II яруса — 30 см и III яруса — 10 см, его общее покрытие 40%. Видовой состав богатый — 24 вида, в соответствии со значительной расчлененностью микрорельефа (см. табл. 1). Явно преобладают *Carex wiluica*, *Comarum palustre*. Довольно обильны *Equisetum palustre*, *Oxycoccus quadripetalus*. Моховой покров с общим покрытием 70%, мхи отсутствуют на поверхности высоких кочек. Доминант напочвенного покрова — *Sphagnum warnstorffianum*. Во

ТАБЛИЦА 1
Описания травяно-кустарничкового
и напочвенного покровов евтрофных ценозов
на ключевых болотах

Виды	Ночник		Журавлиное		Болото без названия			
	обилие по Дуде	покрытие (в %)	обилие по Дуде	покрытие (в %)	обилие по Дуде	покрытие (в %)	обилие по Дуде	покрытие (в %)
Травяно-кустарничковый покров								
<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P. B.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Poa turfosa</i> Litw.	sol.	—	cop. ₁	—	sp.	—	—	—
<i>Carex appropinquata</i> Schum.	—	—	—	—	¹ sol. (gr.)	—	—	—
<i>C. caespitosa</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>C. diandra</i> Schrank	sol.	—	—	—	cop. ₁	—	—	—
<i>C. dioica</i> L.	cop. ₂	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>C. inflata</i> Huds.	sp. ₂	—	cop. ₁	—	cop. ₁	—	sp.	—
<i>C. irrigua</i> Whlb.	—	—	—	—	sol.	—	sp.	—
<i>C. wiluica</i> Meinsh.	—	—	—	—	sol.	—	cop. ₂	—
<i>Angelica</i> sp.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Cardamine pratensis</i> L.	—	—	sol.	—	sol.	—	sol.	—
<i>Comarum palustre</i> L.	—	—	—	—	—	—	cop. ₂	—
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	—	—	—	—	sp.	—	sol.	—
<i>E. palustre</i> L.	—	—	—	—	cop. ₁	—	cop. ₁	—
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	—	—	—	—	sol.	—	—	—
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	—	—	—	—	sol.	—	sol.	—
<i>Galium palustre</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>G. uliginosum</i> L.	sol.	—	sol.	—	sp.	—	—	—
<i>Geum rivale</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	—	—	—	—	sol.	—	—	—
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Melampyrum pratense</i> L.	—	—	—	—	sol.	—	sol.	—
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz.	—	—	sol. (gr.)	—	—	—	—	—
<i>O. quadripetalus</i> Gilib.	—	—	—	—	—	—	cop. ₁	—
<i>Polygonum bistorta</i> L.	cop. ₁	—	sol.	—	—	—	—	—
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol. (gr.)	—
<i>Rubus arcticus</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol. (gr.)	—
<i>Rumex acetosa</i> L.	sp.	—	cop. ₂	—	cop. ₁	—	sol.	—
<i>Saxifraga hirculus</i> L.	sol.	—	sp. (gr.)	—	sp.	—	—	—
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	—	—	sol.	—	—	—	—	—
<i>S. palustris</i> Ehrh.	—	—	—	—	sol. (gr.)	—	—	—
<i>Trientalis europaea</i> L.	sol.	—	sol. (gr.)	—	sol. (gr.)	—	sol. (gr.)	—
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	—	—	—	—	—	—	sol. (gr.)	—
<i>Viola epipsila</i> Ldb.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
Моховой покров								
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.	cop. ₂	40	cop. ₃	65	cop. ₁	20	sol.—sp.	6
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	—	—	—	—	—	—	sol.	1
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) Web. et Mohr	—	—	—	—	—	—	sol.	1
<i>Mnium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	sol.	—
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	sol.	1	sol.	3	sol. (gr.)	1	—	—

¹ — на кочках, — в понижениях.

¹ Приведенные виды мхов любезно определены или проверены А. Л. Абрамовой, а лишайники — В. П. Савич.

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Виды	Ночник		Журавлиное		Болото без названия			
	обилие по Дуде	покрытые (в %)	обилие по Дуде	покрытые (в %)	обилие по Дуде	покрытые (в %)	обилие по Дуде	покрытые (в %)
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	—	—	—	—	—	—	sol. (gr.)	—
<i>Sphagnum angustifolium</i> C. Jens.	sol.	2	sol.	2	cop. ₁	25	sol.	2
<i>S. warnstorffianum</i> Du Rietz	cop. ₃	55	cop. ₁	20	cop. ₃	54	cop. ₃	60
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	sol.	2	sp.	10	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Описание травяно-кустарничкового и напочвенного покровов олиготрофных бугров на ключевых болотах

Виды	Ночник ²		Журавлиное	Виды	Ночник ²		Журавлиное
	обилие по Дуде	покрытые по Дуде			обилие по Дуде	покрытые по Дуде	
Травяно-кустарничковый покров				— <i>Pohlia sphagnicola</i> (B. S. et G.) Lindb. et Arn.	—	sol.	
— <i>Carex inflata</i> Huds.	—	sol.		— <i>Polytrichum strictum</i> Sm.	sol.	sol.	
<i>C. wiluica</i> Meinsh. . . .	cop. ₁	—		— <i>Sphagnum angustifolium</i> C. Jens. . . .	sol.	sol.	
<i>Andromeda polifolia</i> L. . .	—	sol.		<i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	cop. ₃	cop. ₃	
<i>Empetrum hermaphroditum</i> (Lge.) Hagerup	cop. ₂	cop. ₂		Лишайниковый покров			
<i>Oxycoccus microcarpa</i> Turcz.	cop. ₂	sp.		— <i>Cladonia alpestris</i> (L.) Rabh.	—	sol. (gr.)	
— <i>Parnassia palustris</i> L. . .	sp. (gr.)	—		— <i>C. cornuta</i> (L.) Schaer. . . .	—	sol.	
<i>Polygonum bistorta</i> L. . .	sp.	sol.		— <i>C. deformis</i> Hoffm. . . .	—	sol.	
<i>Pyrola rotundifolia</i> L. . .	sol.	—		— <i>C. fimbriata</i> (L.) Sandst.	—	sol.	
<i>Rubus chamaemorus</i> L. . .	—	cop. ₂		— <i>C. rangiferina</i> (L.) Web.	sol.	sol.	
<i>Vaccinium uliginosum</i> L. .	—	cop. ₁		— <i>C. sylvatica</i> (L.) Rabh. . . .	sol.	sol.	
<i>V. vitis-idaea</i> L.	sol.	sp. (gr.)		— <i>Icmadophila ericetorum</i> (L.) A. Z.	—	sol.	
Моховой покров				— <i>Peltigera polydactyla</i> (Neck.) Hoffm. . .	—	sol.	
— <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr. .	sol.	sol.					
— <i>Mylia anomala</i> (Hook.) Gray	sol.	sol.					
— <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	sol.	sol.					

второй ассоциации, *Picea obovata* + *Betula pubescens*—*Carex wiluica* + *Carex caespitosa*—*Sphagnum*, ель преобладает над березой. Травостой в основном осоковый, *Cotmarum* отсутствует, изредка встречаются *Polygonum bistorta*, *Rubus chamaemorus*. Сфагнома меньше, чем в первой ассоциации.

В другом конце безымянного болота преобладает сообщество *Rumex acetosa*—*Carex inflata* — мхи, подобное описанному на болоте Журавлиное. Здесь также встречаются молодые олиготрофные бугры с *Polytrichum strictum*. Сообщества с *Polygonum*

¹ — по стенкам кочек и междукочкам, — по краям бугра.

² Описание неполное.

выражены здесь слабо. Средин болота заросла березняком. На болоте есть один бугор — «моховик» и в двух местах — мочажины ключевого происхождения.

По типу водоснабжения и характеру растительности все описываемые болота несомненно являются ключевыми. Им свойственны гетерогенность и мозаичность травостоя и мохового покрова, отмеченные для ключевых болот рядом авторов. Наряду с обычными болотными растениями, такими как *Carex dioica*, *C. diandra*, *Saxifraga hirculus* и др., на сфагново-гипновом ковре произрастают *Polygonum bistorta*, *Rumex acetosa*, *Trientalis europaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Melampyrum pratense*, *Luzula pilosa* и другие растения окружающих лугов и лесов. И. Д. Богдановская-Гненэф (1926) объясняет эти особенности ключевых болот своеобразием водного режима. Обильное увлажнение сочетается с отсутствием поверхностного застаивания воды и с богатством минеральными солями. Вследствие этого могут уживаться рядом виды очень различной экологии. Мозаичность травяного и мохового покровов усиливается влиянием микрорельефа.

Приведенные нами описания болот характеризуют их как евтрофные ключевые болота, где выражены преимущественно безлесные осоково-разнотравно-моховые и осоково-моховые ценозы. В моховом покрове встречаются евтрофные зеленые мхи, сфагновые мхи с зелеными мхами или сфагновые мхи. К мезотрофному типу, пожалуй, можно отнести лишь ассоциацию *Betula pubescens*—*Carex lasiocarpa*—*Sphagnum apiculatum*. Для этих болот, находящихся в основном в евтрофной фазе развития, отмечено наличие в их приподнятых окраинах песчаников вполне сформировавшихся олиготрофных бугров. По-видимому, при более крупных размерах болот, в их дренажированных и слабо увлажненных частях меньше сказывается влияние подтока ключевых вод, богатых минеральным питанием, и на повышениях микрорельефа создаются благоприятные условия для возникновения и развития новых олиготрофных бугров. Это происходит путем разрастания в высоту и в ширину куртин и подушек *Polytrichum strictum*, дальнейшего внедрения в них *Sphagnum angustifolium* и позднее *S. fuscum* с соответствующей ему свитой олиготрофных представителей травяно-кустарничкового покрова. Лишайники в небольшом количестве появляются уже на куртинах *Polytrichum* и, разрастаясь, усиливают расчленение бугра — «моховика», подобно тому как это происходит, только в широких масштабах, например на верховых болотах Нарымского края (Бронзов, 1930). Подобные сочетания евтрофных или мезотрофных ценозов с олиготрофными кочками Ю. Д. Цинзерлинг (1938) называет гетеротрофотипными комплексами. О встречаемости ключевых гетеротрофотипных комплексов в литературе имеются несколько разноречивые данные. Цинзерлинг (1938) указывает на довольно редкую их встречаемость при большом, по-видимому, ареале — от Ленинградской области до Камчатки. На Урале и в Предуралье гетеротрофотипные комплексы на ключевых болотах описаны рядом авторов (Герасимов, 1924, 1926; Генкель и Осташева, 1933; Генкель и Красовский, 1934). Н. Я. Кац (1948) отмечает, что болота с олиготрофными повышениями и мезо- или евтрофными мочажинами, напоминающие аапа, нередко встречаются в Европейской части СССР и представляют собой неустойчивое образование на пути к формированию олиготрофного болота. Не располагая достаточным материалом, мы не пытаемся polemизировать по вопросу о распространении указанных комплексов. Все же нам представляется, что формирование олиготрофного болота из евтрофного чаще происходит путем диффузного внедрения в последнее олиготрофных растений и значительно реже путем появления отдельных фрагментов олиготрофных сообществ на евтрофном болоте. По крайней мере это типично для средней полосы европейской части СССР. Здесь смешанные олиго-евтрофные комплексы болот редки. С. В. Кац (1928) они описаны для Московской области. По-видимому, гетеротрофотипные комплексы болот связаны с более северными холодными районами лесной зоны. Возможно, при образовании олиготрофных бугров на описываемых болотах происходит задержка сезонной мерзлоты, которая изолирует моховую подушку от минерального питания и тем самым усиливает процесс ее олиготрофитизации и превращения в бугор — «моховик» (Игошина, 1949). Может быть, здесь имеет место явление «инверсии поясов» растительности (Шенников, 1923; Корчагин, 1940), обусловленное стеканием холодного воздуха по склонам в нижележащие долины. Вопрос о возникновении гетеротрофотипных комплексов болотных ценозов и смены одного типа болот другим представляет интерес не только для болотоведения, но и для общей геоботаники.

Л и т е р а т у р а

Богдановская-Гненэф И. Д. (1926). Ключевые болота Кингисеппского уезда Ленинградской губ. Журн. Русск. бот. общ., XI, 3—4. — Бронзов А. Я. (1930). Верховые болота Нарымского края. Тр. Н.-и. торф. инст., 3. — Генкель А. А. и П. Н. Красовский. (1934). Материалы по изучению растительности древней террасы р. Камы и ее торфяных болот. Изв. Пермск. биол. н.-и. инст., 9, 1—3. — Генкель А. А. и Е. И. Осташева. (1933). Висячие болота окрестностей горы Ямап-Тау на Южном Урале. Изв. Пермск. биол. н.-и. инст., 8, 6—8. — Герасимов Д. А. (1924). Краткие заметки о характере болот Среднего Урала. Торф. дело, 9. — Герасимов Д. А. (1926). Геоботаническое исследование торфяных болот Урала. Торф. дело, 3. — Игошина К. Н. (1949). Редколесные и мерзлые болота Ивдельского Зауралья. Бот. журн., 5. — Кац Н. Я. (1948). Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. — Кац С. В.

(1928). Два замечательных болота на севере Московской губернии. Московский крайвед, 4. — Корчагин А. А. (1940). Растительность северной половины Печорско-Ыльчского заповедника. Тр. Печорско-Ыльчского заповедника, II. — Самбук Ф. В. (1930). Наблюдения над сосновыми борами и ключевыми болотами долины и бассейна реки Облы, притока реки Луги. Тр. Бот. муз. АН СССР, XXII. — Цинзерлинг Ю. Д. (1938). Растительность болот. Растительность СССР, I. — Шенников А. П. (1923). Краткий ботанический очерк района в верховьях р. Печоры. Север, 3—4. — Юрковская Т. К. (1958). О ключевых болотах Карелии. Бот. журн., 4. — Havas P. (1960). Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore. Annales Botanici Societatis Zool.-Bot. Fennicae «Vanamo», 31, 2.

Государственный университет
им. Н. И. Лобачевского,
г. Горький.

(Получено 31 V 1963).

УДК 912 : 581.9

Е. В. Шпфферс

К ИСТОРИИ ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТИРОВАНИЯ В СССР

СПРАВКА

В опубликованных в разное время материалах по картографическим трудам известного русского ботанико-географа Николая Ивановича Кузнецова обычно не различают между собой двух карт, явившихся первоосновой картографических работ возглавлявшегося им геоботанического отдела Главного ботанического сада. Это были две карты масштаба 60 верст в дюйме, изображавшие растительный покров европейской части СССР, обе почти одновременно составленные под руководством и при участии Н. И. Кузнецова, но принципиально и по исполнению совершенно различные.

Одна из них, составленная М. М. Ильиным, А. П. Ильинским и И. М. Крашенинниковым зимой 1922—1923 г., была, в сущности, картой зональных типов растительности, с зонально вытянутыми контурами и с границами распространения некоторых немногих древесных пород. Другая, выполненная отделом геоботаники летом 1923 г. по заданию Выставочного комитета Всесоюзной с.-х. выставки, имела типологический характер, с многочисленными контурами сосновых лесов, березняков и т. п. на фонах соответственных зональных окрасок.

Первая карта была сводкой немногих опубликованных до того времени карт (С. И. Коржинского — 1889 г., Г. И. Танфильева — 1900 г., Л. С. Берга — 1913 г., В. В. Алекина — 1921 г.), дополненной некоторыми данными, лично известными авторам этого произведения. Вторая — результат коренной переработки и дополнения первой, зональной карты, она явилась обобщением многочисленных материалов, полученных Кузнецовым от большого коллектива его добровольных помощников и постоянных корреспондентов: ботаников, географов, лесников, студентов-биологов и др. В этом проявился необыкновенный организационный талант Кузнецова. В сотрудничестве с А. П. Ильинским и Ю. Д. Цинзерлингом Николай Иванович сумел в короткий срок создать сначала подсобные «модельные» мелкомасштабные (1 : 10 000 000) карты — флористическую и историческую, а затем и обобщающую геоботаническую или «ландшафтную» карту. Последняя, выполненная в масштабе 60 верст в дюйме, в 35 красочных знаках, демонстрировалась летом 1923 г. на первой Всесоюзной сельскохозяйственной выставке в Москве. Главный ботанический сад получил за нее «Диплом признательности».

Не различены две описываемые нами карты и в крупнейшем обзорном труде «Растительный покров СССР. Пояснительный текст к Геоботанической Карте СССР», где к тому же ошибочно указаны и масштаб карт, и срок Первой Всесоюзной сельскохозяйственной выставки в Москве. На стр. 41 (том I) сообщается о карте Ильина. Ильинского и Крашенинникова, что она была составлена в масштабе «близком к 1 : 6 000 000» и после переработки «демонстрировалась на Первой Всесоюзной сельскохозяйственной выставке 1932 г.». Ни та, ни другая карты не были напечатаны, но сведения о них были опубликованы Кузнецовым в 1924 г. в журнале «Почвоведение» (том XIX, вып. 3—4), а сами оригиналы хранятся в отделе геоботаники Ботанического института АН СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 X 1964).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 58.08/930.26 + 551.56

А. М. Семенова-Тян-Шанская

ПРИМЕНЕНИЕ БОТАНИЧЕСКИХ МЕТОДОВ ПРИ АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ И КЛИМАТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

1. С. И. Костин. Повторяемость засушливых и влажных периодов в центральной части лесостепи Русской Равнины. В сб.: Вопросы повышения продуктивности лесного хозяйства. Воронеж, 1963.

2. Б. А. Колчин. Дендрохронология Новгорода. Тр. Новгородской археологической экспедиции, т. III. Материалы и исследования по археологии СССР, № 117, М., 1963.

3. Б. А. Колчин. Дендрохронология построек Неверовского раскопа. Тр. Новгородской экспедиции, т. IV. Материалы исследований по археологии СССР, № 123, М., 1963.

В ботанической и особенно лесоводческой литературе уже давно применяется и имеет большое значение метод изучения хода прироста древесных пород в толщину по годичным кольцам, показывающий темпы роста деревьев в зависимости от условий существования и особенно увлажнения. Как известно, этот метод применяется также климатологами для реконструкции колебаний погодных явлений в прошлом, а в самое последнее время и археологами.

Статья С. И. Костина интересна тем, что на основе изучения прироста в толщину дубов Теллермановского лесного массива Воронежской области в ней дана периодичность колебаний погодных условий на юге лесостепи за 220 лет, от 1730 до 1950 г. Изучение прироста дуба производилось при помощи построения скользящих кривых. Годами с повышенным и пониженным приростом считались годы, когда приросты отклонялись от скользящих средних более чем на 10%. Путем сопоставления полученных результатов с метеорологическими данными за 70 лет (срок существования ближайших к Теллермановскому массиву метеостанций) и с вычисленным Г. Т. Селяниновым гидротермическим коэффициентом выяснилось, что на прирост дуба в указанном районе наибольшее влияние оказывает характер увлажнения за май, июнь и июль месяцы. В годы, когда в эти месяцы выпадает недостаточное количество осадков, прирост дуба затормаживается и, наоборот, при хорошем увлажнении увеличивается. Таким образом, годичные кольца, по словам автора, представляют четкую и достоверную запись явлений окружающей среды. На основе этого выяснилось, что за период времени с 1731 по 1950 г. в районе Теллермана было 74 засушливых года, что говорит о том, что повторяемость засух составляет 33.6%, так как за десятилетний период бывает в среднем три года с засухой. Повторяемость влажных лет равна 33.2%, так как за 220 лет оказались влажными 73 года. Следовательно, в десятилетие наблюдается также три года влажных, т. е. столько же, сколько и засушливых. Однако засушливые и влажные годы распределяются неравномерно. В некоторые периоды они бывают частыми, в другие редкими. Такие колебания засушливых и влажных периодов зависят в значительной степени от интенсивности солнечной радиации, в ходе которой также наблюдается определенная вековая цикличность в 80—90 лет, и различаются более короткими циклами в 11 лет. В периоды повышенной солнечной активности прирост дуба оказывается повышенным, так как тогда на европейской части СССР увеличивается частота вторжений сухих масс воздуха с севера и северо-востока. Вторгаясь на материк в теплое время года, эти массы, содержащие незначительное количество водяных паров, прогреваются и еще больше удаляются от состояния насыщения, что способствует образованию засух. В годы с пониженной солнечной активностью усиливается западная циркуляция, с которой связан приток влажных воздушных масс, что вызывает увеличение осадков и способствует хорошему приросту дуба. В среднем за одиннадцатилетний цикл солнечной активности бывает три засушливых и три влажных года, т. е. засушливые и влажные годы повторяются через два года на третий. Таковы выводы этой статьи.

Сопоставление хода прироста годичных колец дуба с историческими документами о засушливых (голодных) и урожайных годах показало полное их совпадение. Для сельского хозяйства особенно неблагоприятными были годы, когда засуха продолжалась

лась подряд два или три года: 1783 и 1784; 1834 и 1835; 1863 и 1864; 1889, 1891 и 1892; 1938 и 1939 гг. Таким образом, исследования Костина представляют собой как бы документальную запись повторяемости засух в Воронежской области за 220 лет и дают ключ к более или менее точному прогнозированию колебаний погодных условий в связи с солнечной активностью.

Работы Б. А. Колчина, также использовавшего метод изучения годичных колец различных деревьев, показывают его применение при градиозных по размаху археологических раскопках в Новгороде. Целью применения этого метода было уточнение датировок вскрытых при раскопке деревянных построек, так как нигде в мире до раскопок в Новгороде не удалось обнаружить такого количества сохранившихся деревянных сооружений. Напомню, что при работах 1959—1960 гг. в Неверовском раскопе была вскрыта площадь, превысившая 1 га; благодаря хорошей сохранности древесины и мощному культурному слою (до 8 м) в этом раскопе были обнаружены древние улицы, протяженностью в сотни метров, с деревянными мостовыми, сотни домов, дворовых построек, мастерских (всего 1100 построек), заборы и т. д. Было описано полностью или частично 17 усадеб. Большинство объектов относится к X—XV вв. Сохранность древесины во всех сооружениях благодаря постоянной очень высокой влажности почвы и культурного слоя оказалась прекрасной; древесина мостовых и домов, сооруженных из сосны и ели, сохранила не только свою структуру, но цвет и даже запах. В подавляющем большинстве случаев для построек применялась сосна, гораздо реже ель. Дуб использовался для подпечных столбов и других фундаментов. Изредка встречалась лиственница.¹ В Неверовском раскопе, охватившем пересечения трех городских улиц, было вскрыто 32 яруса мостовых, лежащих один на другом. Верхние, самые молодые по возрасту, настилы всегда оказывались в очень плохом состоянии. От них остались только прослойки коричневой древесной трухи или куски сгнившего дерева. Лишь с пятого яруса (считая сверху) наблюдается хорошая сохранность древесины. От каждого бревна или плахи, вскрытых в настилах каждой мостовой, брались образцы спилов в 5—10 см. Спилов делались в местах наибольшего сечения и наилучшей сохранности древесины. Всего экспедицией был собран 1431 образец из мостовых, среди которых надежных, хорошо читаемых спилов оказалось 1038. Кроме того, было взято 386 образцов из 74 построек. Изучение годичных колец на всех спилах производилось в специальной лаборатории дендрохронологии Института археологии АН СССР.

Распределение образцов по возрасту в слоях раскопа оказалось неравномерным. Наиболее старые деревья 200-летнего возраста встречаются в основном в слоях второй половины XIII, в XIV и частично в XV вв. В XV в. наравне с ними обнаружены даже бревна старше 200 лет. В слоях XI—XII вв. преобладают образцы 40—100-летнего возраста. Выяснено, что из многолетних мощных и толстых деревьев в основном делались плахи настила мостовых улиц и фундаменты (опоры) печей и домов.² Из бревен среднего возраста 60—100 лет возводились дома и основные постройки усадеб; служебные помещения — амбары, сараи, хлевые — строились из молодняка в 30—60 лет; на заборы шел молодой лес 20—25 лет.

Проведя детальный анализ годичных колец всех собранных образцов, исследователи получили огромный фактический материал, показывающий ход прироста различных древесных пород, использованных для строительства с X по XV в. Путем сопоставления графиков хода прироста различных образцов между собой они построили сложную систему, позволяющую выяснить относительный возраст дерева в момент его рубки. Взяв в дальнейшем за основу цикличность угнетения годовых колец на разных образцах, выработали специальную дендрохронологическую шкалу, на основе которой производилось сопоставление графиков однотипных групп деревьев, близких по возрасту и времени рубки. Для выяснения же абсолютного возраста деревьев, дат их рубки и времени постройки изучаемых сооружений необходимо было привязать полученные данные к сооружениям, постройка которых была точно известна по летописям. Такими сооружениями явились каменные постройки Новгорода, т. е. церкви и их фундаменты, вскрытые при раскопках, потому что в их основании оказались врытыми бревна (главным образом дуба), из которых можно было взять спилов для сопоставления графиков хода прироста и спектров угнетения, таких же, как и при изучении деревянных сооружений. Сопоставление всех этих материалов между собой позволило установить точную дату построек уличных мостовых и большинства домов, т. е. выяснить абсолютный возраст всех деревянных сооружений, вскрытых при раскопках, что и явилось основной целью предпринятых исследований.

Остановившись так подробно на дендрохронологических исследованиях, производимых в Новгородской экспедиции, следует заметить, что применение таких сложных исследований на огромном количестве образцов является замечательным достижением Института археологии АН СССР. Однако вызывает недоумение и досаду, что проделанная кропотливая и сложная работа оказывается весьма односторонней и что к анализу полученных материалов, видимо, не привлекаются исследователи других специальностей. Кажется весьма возможным и заманчивым, чтобы к обработке

огромного количества графиков, показывающих ход прироста различных древесных пород за шесть с лишним столетий, были бы привлечены климатологи, способные оценить и проанализировать эти материалы в связи с изучением циклических колебаний климата и солнечной радиации. Такие исследования, какие были проведены С. И. Костиним для Теллермановского лесного массива, могли бы дать на новгородском материале Б. А. Колчина интереснейшую картину циклических колебаний климата и солнечной радиации для северо-западных районов с VIII по XV в. Это было бы особенно интересно в связи с тем, что в литературе уже имеются попытки анализа климатических изменений на Русской равнине на основании летописных источников, и в частности Новгородских летописей.¹ Сопоставление летописных указаний с данными о ходе прироста различных древесных пород в районе Новгорода дало бы достоверную картину погодных изменений на северо-западе Русской равнины. Материалы Б. А. Колчина и П. И. Засурцева о видовом и возрастном составе древесных пород, используемых для деревянных сооружений Новгорода, должны заинтересовать исследователей, занимающихся историей изменения растительного покрова под влиянием деятельности человека. Здесь, например, непременно встанет вопрос о том, откуда привозилась в Новгород лиственница *Larix sibirica*. Очень важными оказываются данные об использовании дуба как наиболее прочного и ценного материала в наиболее ответственных участках строительства (фундаменты). Несомненно, что в историческое время дуб в Новгородчине имел более широкое распространение, но вырубка его, по-видимому, производилась очень интенсивно и выборочно, почему в настоящее время он распространен менее широко. Кроме того, все участки еловых и смешанных лесов с дубом и другими широколиственными породами вырубались и распахивались в первую очередь, так как земли под дубовыми и елово-дубовыми лесами являются наилучшими для земледелия. Все это и многое другое исказило наше современное представление о распространении и значении широколиственных пород и в первую очередь дуба в лесах северо-запада. Поэтому все материалы, позволяющие восстановить представление о роли дуба в этих районах, являются особенно ценными.

Интересны также сведения Б. А. Колчина о возрастном составе бревен и плах в деревянных сооружениях древнего Новгорода. Сведения о том, что в сооружениях XIII—XIV вв. доминируют самые старые и самые мощные деревья, а раньше и во второй половине XV в. преобладают более молодые, заставляют задуматься, во-первых, над техникой рубки деревьев в разное время и, во-вторых, дают косвенный материал о возрастном составе окружающих Новгород лесов. В этом отношении очень важно замечание П. И. Засурцева, что с течением времени леса вокруг города несомненно редели и естественный прирост не успевал восполнить убыль леса в наиболее доступных для вывоза местах. Упоминания о том, что на некоторых срубках деревянных построек имеются заметки, свидетельствующие о том, что эти срубы первоначально собирались на месте рубки, а затем в разобранном виде перевозились на строительство в город, подтверждают это замечание. Внимательное изучение этих меток и других материалов, связанных с перевозом древесины, может быть, в дальнейшем даст возможность уточнить места массовых рубок леса в разные периоды вокруг Новгорода. Эти материалы помогут также правильной реконструкции растительного покрова и покажут в историческом плане влияние воздействия человека на окружающую природу.

Подобных замечаний и высказываний можно было бы сделать еще много. Подытоживая все сказанное, следует еще раз пожалеть, что к работам Новгородской экспедиции не были привлечены исследователи других специальностей, и пожелать Институту археологии АН СССР попытаться привлечь климатологов, лесоводов и геоботаников к некоторым вопросам камеральной обработки такой уникальной коллекции образцов древесины и графиков хода прироста древесных пород для того, чтобы общими усилиями полнее раскрыть и прочесть историю не только самого Великого Новгорода, но и окружающих его земель.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 XII 1963).

УДК 581.47 (012)

Н. Н. Каден

О НОВОЙ КАРПОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ Р. Е. ЛЕВИНОЙ

Р. Е. Левина выступила за последние годы с двумя классификационными схемами плодов (Левина, 1959, 1961; Каден, 1961: 497, 502). Они уже подверглись критике (Каден и Тихомпров, 1960: 218; Каден, 1961: 502). Это, по-видимому, побудило Левину пересмотреть свои взгляды и признать, что классификация А. Л. Тахтаджяна (1948) лучше. В результате появилась новая, третья, схема, представляющая собой,

¹ И. Е. Бучинский. О климате прошлого Русской равнины. Гидрометеопиздат, Л., 1957.

¹ П. И. Засурцев. Усадьбы и постройки древнего Новгорода. Материалы и исследования по археологии СССР, № 123, М., 1963.

² В последних случаях, и особенно при закладке фундаментов каменных церквей использовался дуб.

по существу, графическое изображение классификации Тахтаджяна. Изменения и дополнения, произведенные Левиной, сводятся лишь к деталям: 1) названия типов Тахтаджяна заменены ради наглядности изображениями плодов; 2) между многосемянными и односемянными, полимерными и мономерными плодами проведены границы; 3) сочные, распадающиеся и вскрывающиеся плоды ограничены рамками; 4) в связи с этим верхние синкарпные ягоды и костянки разделены на многосемянные и односемянные.

Замена названий типов изображениями конкретных плодов имеет свои положительные и отрицательные стороны, особенно когда речь идет о сборных типах, вроде верхней синкарпной или нижней паракарпной коробочки. Конечно, рука не поднимается провести линию генетической связи между паракарпной коробочкой и семянкой сложноветвистых, если изображена коробочка орхидных, между тем как происхождение семянки из плода типа *Sampanula* представляется вполне вероятным.

Проведение границ между многосемянными и односемянными плодами не вызывает возражений, так как они выделяют ступени развития, не превращая их в сборные и поэтому дефектные классификационные единицы, как это было в прежних схемах Левиной. Выделение же сочных и распадающихся плодов рамками, к которым подходит всего одна стрелка или не подведена ни одна, создает ложное впечатление о морфогенетическом единстве группы. Это относится, например, к группе яблоко — нижние синкарпные ягоды и костянки со стрелкой на схеме от синкарпной многолисточковой, проходящей к тому же почему-то через рэгму, цепобий и двукрылатку. Если яблоко и произошло, по-видимому, из плода типа *Spiraea* (который лучше называть апокарпной пятилисточкой), то нижние ягоды и костянки, вероятнее всего, проходили стадию нижней коробочки. Левина поясняет, правда, что «генетические связи между различными видами плодов... выражены или стрелками, или топографически. Стрелок очень немного: они поставлены лишь там, где нам более или менее достоверно известно происхождение одних типов плодов из других» (Левина, 1961 : 492). Это можно было бы принять и оправдать, если бы вокруг предполагаемого предка тех или иных типов располагалась группа их, не разделенная рамками «сочности» или «распадения», или если бы рамки были заменены пересекающими всю схему линиями, подобными тем, которые отделяют полимерные плоды от мономерных, а многосемянные от односемянных.

В схеме Р. Е. Левиной нередко отсутствуют стрелки генетических связей там, где их следовало бы провести: от типичного боба к членистому; от верхней синкарпной коробочки к померанцу и костянке; от нижней синкарпной коробочки к «семянке» *Valeriana*; от нижней синкарпной костянки к вислоплоднику и двусемянке; от нижней паракарпной коробочки к семянке. Но с некоторыми генетическими связями из числа указанных стрелками вряд ли можно согласиться.

Боб не мог произойти из сухой однолисточковой типа *Consolida*, так как примитивный род семейства *Mimosaceae* — *Archidendron* имеет 5—15 плодolistиков (Takhtadjan, 1959 : 224). Поэтому двустворчатый боб следует представлять себе как результат редукции некоторого числа плодolistиков, проходившей параллельно такому же ряду среди листовок, и выводить его из многолисточковой. Маловероятно, что односемянный боб возник из членистого сухого боба — достаточно специализированного типа. Скорее разные формы орешковидных бобов (*Melilotus*, *Onobrychis*, а также многих тропических *Caesalpinaceae* и *Fabaceae* — *Cynometra* и др.) возникали параллельно и независимо в трибах и семействах порядка *Fabales* из типичного двустворчатого боба. Боб *Sophora*, четковидный, а не распадающийся на членики, как считает Левина, также не мог возникнуть из членистого.

Точно так же невероятно происхождение ореховидного стручочка из членистого стручка. Непосредственным предком его, вероятно, был вскрывающийся стручочек, возникший из двустворчатого стручка путем редукции числа семязачатков и семян и отсутствующий в схеме.

Нижняя синкарпная коробочка несомненно произошла из верхней, а не прямо из синкарпной многолисточковой. В порядке *Liliales* можно найти переходные формы между ними.

Сочная и сухая однокостянки помещены «топографически» над адиклической многокостянкой *Rubus*, хотя и не соединены с ней стрелками. Между тем происхождение плодов *Amygdalaceae* иное. Циклическая пятикостянка *Osmaronia* (Takhtadjan, 1959 : 218; Каден и Тихомиров, 1960 : 218) связывает их с циклической пятилисточковой спирейных. Напротив, сухая однолисточковая невыводима из этого типа, поскольку плод *Consolida* является конечным членом редукционного ряда плодов *Trollius* — *Caltha* — *Aconitum* — *Delphinium*, все члены которого имеют адиклический гинецей и плод: плодolistики продолжают спираль андроеца и заканчивают собой ее отдельные ортостихи (Eichler, 1878 : 164; Каден и Тихомиров, 1960 : 218).

Что касается карпологической номенклатуры, то Левина в основном высказывается в защиту положений, выдвинутых Тахтаджяном (1948) и принятых нами (Каден, 1955). Не все отклонения от них могут быть приняты. Представляется более целесообразным оставить название «семянки» за нижними паракарпными *Asteraceae* и *Dipsacaceae* и не расширять это понятие на синкарпные, а тем более на верхние плоды. Точно так же нет оснований называть из термнологии карперулу и заменять ее орехом. Плоды *Euphorbiaceae*, *Geraniaceae* и *Malvaceae* Левина объединила в «дробную коробочку». Плоды мальвовых действительно являются дробными, но не могут считаться коробочками, так как их семена не выпадают из плода, а отделяются вместе с мерикарпиями (Каден, 1964б). Плоды гераней не дробные и заслуживают выделения

в отдельный тип, «стеригму» (Каден и Лановая, 1963 : 107). Таким образом, в «дробных коробочках» остается только рэгма, которую под этим названием и следует оставить в классификации (Каден и Тихомиров, 1960 : 218; Каден, 1964б : 969). Мы уже неоднократно указывали, что для построения морфогенетической классификации пужно стремиться к выделению более мелких типов плодов (Каден, 1947 : 36; 1961 : 500), а не соединять уже выделенные в сборные группы. Этот последний путь не ускорит нашего движения к познанию эволюции плодов.

В ряде наших работ мы старались показать, что плод злаков является мономерным и апокарпным. Очень сожалеем, что Левиной не оказался убедительным подробный разбор этого вопроса. Но кого же могут убедить такие фразы: «Если же исходить из теоретических положений (?), то очень трудно представить, чтобы у такого прогрессивного семейства, как злаки, сохранилась апокарпия наряду с чрезвычайно высокой степенью специализации всей вегетативной и генеративной сферы. Насколько я могу судить, закон гетерохронии признаков обычно не проявляется в таком широком размахе. В силу сказанного, в предложенной здесь схеме зерновка оставлена в типе паракарпных плодов» (Левина, 1961 : 492). По-видимому, в данном случае проявление закона необычное.

Но если вопрос об апокарпии злаков и может считаться решенным в какой-то мере неполностью из-за недостатка сравнительно-морфологических исследований в группе предполагаемых предков *Poaceae*, то апокарпия плода *Phoenix* давно уже бесспорна и даже вошла в широко известные руководства (Палибин, 1935 : 466). У *Phoenix dactylifera* при основании плода можно увидеть простым глазом два недоразвитых плодolistика, а у других видов (например, *Ph. reclinata*) все три развиваются в «ягоды».

Не следует относить плоды *Trifolium* к орешковидным бобам, и не только потому, что многие из них неодноссемянные, но и потому, что они вскрываются по брюшному шву, поперечной кольцевой щелью («крышечкой») или неправильным разрывом перикарпия (Яковлев, 1932; Каден, 1964а : 1778). Непонятно, почему Левина упорно называет плод *Juglans* сухой костянкой, а плод *Cucubalus* — ягодой, хотя консистенция их как раз обратная (Каден и Тихомиров, 1960 : 218).

Резюмируя сказанное выше, можно отметить, что третья классификация Левиной является уже морфогенетической, но мало отличается от карпологической системы Тахтаджяна (1948 : 254—267), хотя и делает ее более наглядной. Исправления, внесенные в нее автором, недостаточно велики, чтобы быть принципиальными. Вместе с тем сокращение числа типов и генетических связей несколько ухудшает первоначальную систему. При переиздании схемы следует исправить отмеченные досадные погрешности.

Однако нельзя не указать на тот положительный факт, что взгляды Левиной на принципы создания морфогенетической классификации плодов эволюционируют, как нам кажется, в правильном направлении. Остается ожидать того момента, когда совместными усилиями многих ботаников будет построена карпологическая система, стоящая на уровне эволюционной морфологии и филогенетической систематики, а терминология плодов станет общепринятой и современной.

Л и т е р а т у р а

- К а д е н Н. Н. (1947). Генетическая классификация плодов. Вестн. МГУ, 12. — К а д е н Н. Н. (1955). Плод. БСЭ, 2 изд., 33. — К а д е н Н. Н. (1961). О некоторых основных вопросах классификации, типологии и номенклатуры плодов. Бот. журн., 4. — К а д е н Н. Н. (1964а). Еще о способах вскрывания плодов. Бот. журн., 12. — К а д е н Н. Н. (1964б). К вопросу о дробных плодах. Бот. журн., 7. — К а д е н Н. Н. и В. П. Л а н о в а я. (1963). Морфология гинецея и плода гераней. Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 4. — К а д е н Н. Н. и В. Н. Т и х о м и р о в. (1960). О работе Р. Е. Левиной «Типы плодов и их классификация». Научн. докл. высш. школы. Биолог. науки, 3. — Л е в и н а Р. Е. (1959). Типы плодов и их классификация. — Л е в и н а Р. Е. (1961). О классификации и номенклатуре плодов. Бот. журн., 4. — П а л и б и н И. В. (1935). Сем. XXVI. Пальмы — *Palmae* Juss. Флора СССР, III. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосемянных. — Я к о в л е в М. С. (1932). О раскрытии бобов рода *Trifolium* L. Бот. журн. СССР, XVII, 1. — E i c h l e r A. W. (1878). Blütendiagramme. II. — T a k h t a d j a n A. (1959). Die Evolution der Angiospermen.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 25 V 1964).

M. Moser. Ascomyceten (Schlauchpilze). In Dr. H. Gams *Kleine Kryptogamenflora, Band IIa.* Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, 1963, 147 стр., 7 табл., 207 рисунков). (М. Мозер. Сумчатые грибы).

Реферируемая работа представляет собой очередной том из серии «Kleine Kryptogamenflora», которая выпускается под редакцией Х. Гамса. До настоящего времени вышли две книги этого издания. Одна из них, посвященная мхам, написана самим Гамсом — Н. Gams. Die Moos- und Farnpflanzen (Archegoiaten). In H. Gams, *Kleine Kryptogamenflora, Band IV* (früherer Band I), 1957. Другая, посвященная шляпочным грибам, выпущена М. Мозером — М. Moser. Basidiomyceten II. Teil. Die Röhrlinge, Blätter- und Bauchpilze (*Agaricales* und *Gastromycetales*). In H. Gams, *Kleine Kryptogamenflora, Band IIb* (früherer Band II), 1955.

Не будучи бриологом, я не имею возможности высказать свое мнение относительно первой из упомянутых книг. Что же касается второй, то она давно зарекомендовала себя как одно из наилучших пособий при определении шляпочных грибов.

Новый том «Kleine Kryptogamenflora» посвящен аскомицетам — сумчатым грибам. Мировая микологическая литература по аскомицетам крайне бедна, поэтому выход в свет нового труда М. Мозера представляет собой большой вклад в науку.

Рецензируемая работа озаглавлена: Ascomyceten (Schlauchpilze). Указанное название, однако, не совсем соответствует содержанию книги, так как последняя по существу охватывает лишь часть порядков подкласса *Ascohymeniales*, в основном те, которые ранее относились к группе дискомицетов. Что же касается подкласса *Ascoloculares* с пор. *Myriangiales*, *Hemisphaeriales*, *Hysteriales* и *Pseudosphaeriales*, куда относится большое количество пиреномицетов старых авторов, то они в книгу не включены. Из пиреномицетов в книге приведены только некоторые виды, имеющие сравнительно крупные плодовые тела и относимые ныне к порядкам *Sphaeriales* и *Clavicipitales* из подкласса *Ascohymeniales*. Это виды следующих родов: *Hypocrea* Fr., *Nectria* Fr., *Daldinia* Ces. et de Not., *Hypozyton* Fr., *Xylosphaera* Dum. (= *Xylaria* Grev.), *Claviceps* Tul., *Cordyceps* (Fr.) Link и некоторые другие.

Таким образом, многообещающее название книги отчасти не соответствует ее содержанию. Впрочем, поскольку в предисловии Мозер сразу же ограничил свои задачи, то и поставить ему в вину указанное обстоятельство не представляется возможным.

К числу несомненных достоинств книги прежде всего следует отнести то, что излагаемый в ней материал располагается по одной из новейших систем сумчатых грибов. Данное обстоятельство для советского читателя особенно ценно, поскольку в нашей микологической литературе, посвященной сумчатым грибам, еще по сей день господствуют системы, исходящие либо от Г. Винтера (G. Winter, Ascomyceten: Gymnoasceen und Pyrenomyceten, 1887) и Х. Рема (H. Rehm, Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten, 1896), либо от А. А. Ячевского (Определитель грибов. Том I. Совершенные грибы, 1913); сравнительно менее «популярна» система, принятая Н. А. Наумовым в «Определителе низших растений» Л. И. Курсанова и др. (1954). Все эти системы, построенные в большой степени на макроморфологических признаках, в настоящее время устарели и не отражают эволюционных связей, существующих в классе сумчатых грибов. Вследствие этого в новых системах нередко бывает так, что виды, ранее относимые к одному роду, теперь помещаются в разных семействах и даже порядках. Так, например, виды рода *Pyronema* Carus, входившие, по А. А. Ячевскому, в состав рода *Peziza* St. Amans из сем. *Pezizaceae*, перенесены в сем. *Ascobolaceae*, в то время как сам род *Peziza* остался в том же семействе. Другой подрод *Peziza* — *Humaria* Fuck. относится ныне к сем. *Humariaceae*. Третий подрод — *Macropodia* Fuck., приводимый Мозером как синоним рода *Cyathipodia* Boud., включается в настоящее время в сем. *Helvellaceae*.

Далее, некоторые роды, как например *Morchella* St. Amans, *Helvella* St. Amans, *Verpa* Swartz и *Gyromitra* Fr., по Ячевскому, входят в сем. *Helvellaceae*; у Мозера же они помещены в разные семейства: *Morchella* и *Verpa* — в сем. *Morchellaceae*, *Helvella* и *Gyromitra* — в сем. *Helvellaceae*. Род *Vibrissia* Fr., относимый Ячевским к сем. *Geoglossaceae* (подпор. *Helvellineae*), помещен Мозером в пор. *Ostropales*, тогда как сем. *Geoglossaceae* у него входит в пор. *Helotiales*. Роды *Rhizina* Fr. и *Pseudorhizina* Jazc. включены у Мозера в сем. *Helvellaceae*, у Ячевского же они в сем. *Rhizinaceae*.

В советской микологической литературе пока еще мало работ, иллюстрирующих новые системы сумчатых грибов, поэтому я считаю не лишним более подробно остановиться на этом вопросе. Системы эти были созданы трудами таких выдающихся микологов, как Ф. фон Хенель (F. v. Höhnelt), Ф. Тейссен (F. Theissen), Х. Сидов (H. Sydow), Дж. Миллер (J. Miller), Е. Мюллер (E. Müller), Дж. Наннфельдт (J. Nannfeldt), А. Мунк (A. Munk), М. де Галь (M. de Gal), Р. Деннис (R. Dennis), Дж. фон Аркс (J. v. Arx), Е. Люттрелл (E. Luttrell), Р. Корф (R. Korf) и др.

Основными признаками, положенными в основу этих систем, являются характер строения оболочки сумок («unitunicate» и «bitunicate»), а также характер формирования и строения плодовых тел. Создание новейших систем аскомицетов стало возможным лишь в результате большой экспериментальной работы по изучению их онтогенеза, проведенной многочисленными исследователями в разных странах мира.

Более детальное знакомство с системой, используемой Мозером, показывает, что и она уже несколько устарела. Автор рецензируемой книги, по существу, остановился на уровне систем Дж. Наннфельдта (Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis. Ser. IV, 8, 1934), М. де Галь (1947, Ann. Sci. natur. Bot. et Biol. veget., 8; Les Discomycetes de Madagascar, 1953) и Люттрелла (Univ. Missouri Studies, 24, 3, 1951). Впоследствии она была несколько модернизирована Р. Деннисом (British Cup Fungi and their Allies, 1960), Р. Корфом (Rapp. et comm. V111 Congr. internat. bot., 1954; Sci. Repts. Yokohama Nat. Univ., 7, 1958), Е. Люттреллом (Mycologia, 47, 1955) и др.

Класс *Ascomycetes* делится М. Мозером на три подкласса: *Plectascales*, *Ascoloculares* и *Ascohymeniales*. У Е. Люттрелла и Р. Денниса — на *Euascomycetes* и *Loculoascomycetes*. Подкласс *Plectascales* рассматривается последними авторами как порядок подкласса *Euascomycetes*. Что касается названий указанных подклассов, то к этому я еще вернусь при обсуждении номенклатурных вопросов.

Далее, сем. *Phacidaceae* Мозер включает в пор. *Helotiales*, Р. Деннис же — в пор. *Phacidiales*, куда, помимо того, им отнесены семейства *Hypodermataceae* и *Cryptomycetaceae*.

У Мозера представители деннисовского сем. *Hypodermataceae* включены в сем. *Phacidaceae*, которое в свою очередь входит в пор. *Helotiales*.

Далее, роды: *Rhytisma* Fr., *Colpoma* Wallr. (= *Clythris* Fr.) *Lophodermium* Chev., *Phacidium* Fr., *Hypoderma* DC., *Hypodermella* v. Tubeuf и *Coccomyces* de Not. Р. Деннис причисляет к сем. *Hypodermataceae* из пор. *Phacidiales*. Мозер же относит эти роды к сем. *Phacidaceae* из пор. *Helotiales*.

В сем. *Phacidaceae* Р. Деннис включает роды *Therrya* Sacc. et Penz., *Naemacystus* Fuck., *Melittosporium* Corda, *Sphaeropezia* Sacc., *Didymascella* Maire et Sacc., *Laquearia* Fr., *Pseudophacidium* Karst., *Cryptomycina* v. Höhn., *Phacidium* Fr., *Rhabdocline* Syd., *Phacidostroma* v. Höhn., *Schizothyrioma* v. Höhn.

Отмеченные расхождения составляют только часть различий между системами, принятыми Мозером и Р. Деннисом. Что же касается различий между системами М. Мозера и Р. Корфа, то они еще более велики. Например, пор. *Pezizales* делится Р. Корфом всего на три семейства: *Cyttariaceae*, *Sarcoscyphaceae* и *Pezizaceae*. У Мозера (как и у Денниса) пор. *Pezizales* подразделяется на шесть семейств: *Morchellaceae*, *Helvellaceae*, *Pezizaceae*, *Humariaceae*, *Ascobolaceae* и *Sarcoscyphaceae*.

Я не вижу необходимости более подробно обсуждать здесь данный вопрос, скажу только, что указанные различия между системами некоторых современных авторов происходят прежде всего из того, что вопросы эти в настоящее время еще находятся в стадии разработки.

Следующее, на чем я хочу остановиться в связи с разбором книги Мозера, это вопрос о полноте излагаемого материала. Как уже говорилось выше, группа пиреномицетов старых авторов в книгу по существу не включена. Исключением являются лишь некоторые роды принятого ныне пор. *Sphaeriales*. Однако и они представлены только несколькими наиболее обычными видами. Например, в сем. *Xylariaceae* из рода *Hypozyton* Fr. приведены следующие виды: *H. rubiginosum* (Fr.) Fr., *H. fuscum* (Fr.) Fr., *H. crustaceum* (Sow.) Nitschke, *H. atropurpureum* Fr., *H. sepiens* (Fr.) Fr., *H. fragiforme* (Fr.) Kickx, *H. rutilum* Tul. Из видов *Xylosphaera* Dum. (= *Xylaria* Grev.) приведены: *X. hypozyton* (Fr.) Dum., *X. polymorpha* (Merat) Dum., *X. longipes* (Nitschke) Dennis. Из видов *Nectria* Fr. — *N. coryli* Fuck., *N. sanguinea* (Subth.) Fr., *N. ochracea* Fr., *N. cinnabarina* Fr. Этими и еще некоторыми столь же тривиальными видами по существу и ограничивается список «пиреномицетов», включенных в книгу. Представители сем. *Phacidaceae* представлены в книге также весьма скудно. Мы находим там только три вида *Lophodermium* Chev.: *L. laricinum* Duby, *L. juniperinum* (Fr.) de Not., *L. pinastri* (Schrad.) Chev.; четыре вида *Phacidium* Fr.: *Ph. infestans* Karst., *Ph. abietinum* Fr., *Ph. salicinum* Fuck., *Ph. vaccinii* Fr., три вида *Hypodermella* v. Tubeuf: *H. laricis* v. Tubeuf, *H. conjuncta* Darker, *H. sulcigena* (Rostr.) v. Tubeuf и один вид *Hypoderma* Merat: *H. desmazieri* Duby.

Наиболее полно в книге освещены грибы пор. *Helotiales* (исключая сем. *Phacidaceae*) и пор. *Pezizales*. Действительно, только для рода *Peziza* St. Amans (род понимается Мозером в узком смысле) дается 68 видов; для рода *Helotium* St. Amans — 27 видов; для рода *Dasyscypha* Gray (= *Dasyscypha* Fuck.) — 52 вида; для рода *Otiodea* Fuck. — 11 видов; для рода *Ascobolus* Fr. — 20 видов и т. д.

К числу несомненных достоинств книги Мозера следует отнести и то, что она снабжена хорошими ключами для определения таксонов всех рангов, а также таблицами с изображением большого количества видов грибов.

Несколько слов о номенклатурных вопросах в разбираемой книге. Как уже говорилось выше, класс *Ascomycetes* разделяется Мозером на три подкласса: *Plectascales*, *Ascoloculares* и *Ascohymeniales*. Названия эти не совсем удачны, поскольку их окончание не соответствует рангу таксонов, к которому они относятся (см. «Международный кодекс ботанической номенклатуры»). В этом отношении более удачны названия, используемые Е. Люттреллом (E. Luttrell, 1955) и Р. Деннисом (R. Dennis, 1960), а именно *Euascomycetes* и *Loculoascomycetes*.

Названия большинства видов, приведенных в книге, написаны в основном в соответствии с правилами номенклатуры. К сожалению, на этом общем фоне время от времени проскальзывают видовые названия дофризовских авторов: Линнея (L.), Де Кандоля (DC.), Нееса (Nees) и др. Например, *Xylosphaera hypozyton* (L.) Dum. (стр. 22), *Psilopezia aquatica* (DC.) Rehm (стр. 114) и т. д.

Среди прочих номенклатурных погрешностей в книге Мозера следует отметить также несоблюдение рекомендаций Международного кодекса ботанической номенклатуры (статья 46) относительно использования слова «ex». Речь идет о бесконечных «Pers. ex Fr.», «Batsch ex Fr.», «Bull. ex Fr.», «A. et S. ex Fr.», «Bull. ex Mer», «Kze. et Schm. ex Fr.» и т. д. Само собой разумеется, что подобное цитирование авторов приводит к излишнему «утяжелению» названий. Нередко случается, что перечень фамилий авторов занимает больше места, чем само видовое название гриба. Например, *Phacidium abietinum* Kze. et Schmidt ex Fr. или *Helotium clavus* (A. et S. ex Fr.) Gill. Проще было бы написать *Ph. abietinum* Fr. и *H. clavus* (Fr.) Gill.

Не согласовано также с «Международным кодексом ботанической номенклатуры» использование при названиях некоторых видов грибов квадратных скобок. Например, *Calycella citrina* [(Hedw.) Fr.] Boud.

Из других недочетов отмечу еще отсутствие строгой выдержанности в цитировании имен авторов. В ряде случаев автор пишет то Berk. et Br., то Bk. et Br.; или то Alb. et Schw., то A. et S., или то Fuckel, то Fuck. Например, *Lamprospora wrightii* (Bk. et Br.) Seav. (стр. 113) и *Ascozonus woolhopensis* (Berk. et Br.) Boud. (стр. 120) и т. д.

Отмеченные выше недостатки относятся безусловно к числу мелких и никак не могут повлиять на в общем весьма положительную оценку книги. Нет никакого сомнения, что труд Мозера будет чрезвычайно полезен микологам, изучающим сумчатые грибы.

Заканчивая, мне хотелось бы также отметить, что рецензируемая книга очень удобна по формату, отпечатана, как и другие томик *Kleine Kryptogamenflora*, на прекрасной бумаге, имеет красивый и прочный переплет.

Б. А. Томилин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 XI 1964).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92

АФАНАСИЙ СЕМЕНОВИЧ РОГОВИЧ

(18 I 1812—28 IV 1878)

В 1962 г. советская научная общественность отметила 150-летие со дня рождения Афанасия Семеновича Роговича — известного флориста середины XIX в., неутомимого исследователя флоры бывш. Киевского учебного округа, т. е. губерний Волын-



ской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. А. С. Рогович родился 18 I 1812 на хуторе Роговле бывш. Стародубского уезда Черниговской губернии. Среднее образование получил в Черниговской гимназии. В 1834 г. он вступил на второе отделение философского факультета Киевского университета и закончил его в 1838 г. После окончания университета до 1843 г. А. С. преподавал математику в Клеванской и Киевской гимназиях. С 1843 по 1847 гг. был в заграничной командировке (в Германии, Италии, Швейцарии, Франции, Англии) с целью усовершенствования в минералогии.

После защиты диссертации «Об ископаемых рыбах Киевской, Волынской и Черниговской губерний», состоявшейся 17 IV 1850, А. С. был утвержден в ученой степени магистра минералогии и геогнозии. Одновременно ему было поручено временное преподавание всех разделов ботаники, а с 18 X 1852 — также заведование ботаническим садом и университетским гербарием. Степень доктора естественных наук

Рогович получил в 1853 г. после защиты диссертации в Киевском университете на тему «Основание растительной статистики губерний Киевской, Черниговской и Полтавской»; в том же году Министерство народного просвещения утвердило А. С. Роговича экстраординарным профессором при кафедре ботаники, а 22 VII 1855 — ординарным профессором этой кафедры.

В 1868 г. закончился 30-летний срок службы А. С. по учебному ведомству, 11 X он вышел на пенсию. После отставки А. С. занялся почти исключительно палеонтологическими и археологическими исследованиями, пользуясь поддержкой Киевского общества естествоиспытателей. До конца своей жизни А. С. все свое время, все свои силы отдавал науке. Умер он 28 IV 1878 в Киеве, где и похоронен.

Двадцать один год своей жизни (1847—1868) А. С. посвятил работе в Киевском университете. Его лекции по ботанике пользовались у студентов широкой популярностью. Об этом свидетельствуют воспоминания одного из учеников — В. Монтрезора, который писал, что впервые любовь к растениям привил ему его наставник А. С. Рогович.

Около 20 лет (1848—1867) А. С. усиленно изучал флору Киевского учебного округа. Ежегодные летние его поездки продолжались по 2—3 месяца, он нередко экскурсировал и в окрестностях Киева. Наибольшую часть времени А. С. посвятил изучению флоры Полтавской (1849—1852, 1854—1856, 1859, 1860, 1867 гг.), Каменец-Подольской (1851—1854, 1856—1858) и Киевской (1849—1851, 1854—1855, 1858, 1860, 1867) губерний. Исследование флоры Волынской губернии в основном проводилось им в 1853 и 1858 гг., а также и во время кратковременных выездов в 1852 г. (Острожский уезд), 1856 и 1859 гг. (Кременецкий уезд), 1857 (Ровенский уезд). В Черниговской губернии исследования осуществлялись им в 1854 г.

В результате полевых исследований Роговичем был собран и обработан обширный гербарий, который хранится в настоящее время в Институте ботаники Академии наук Украинской ССР. Гербарные образцы смонтированы на листах размером 37×26 см, некоторое количество гербарных листов помещается между двумя такого же размера картонками и перевязывается шпагатом. Связанная пачка вкладывается в папку размером 44,3×29×16 см, а последняя — в коробку. На спинке каждой коробки наклеен ярлык с надписью: «Гербарий флоры юго-западной России проф. А. С. Роговича» и обозначен порядковый номер коробки.

Всего в гербарии Роговича насчитывается 98 коробок с 12 260 гербарными листами; в нем представлено 92 семейства, 547 родов и 1469 видов с 66 разновидностями. Объем видов и разновидностей такой, какой был принят в то время, согласно же современному пониманию объема вида следует считать, что количество видов в гербарии Роговича значительно больше. В Ботаническом музее Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко хранятся дублетные экземпляры коллекции Роговича в количестве около 1000 листов,¹ в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, также имеются дубликаты его коллекции в количестве 901 вида, полученные из Киевского университета в 1881, 1883 и 1893 гг.² Растения Роговича входят также в состав коллекции Р. Э. Траутфеттера, хранящейся в Ленинграде. Расположен гербарий Роговича по системе А. Декандоля.

Из числа 12 260 гербарных листов, находящихся в гербарии Роговича, 10 720 листов собрано самим Роговичем. Остальные 1540 образцов собрано и передано Роговичу другими коллекторами. Среди них следует отметить Тищенко, передавшего 602 листа своих сборов из окрестностей гг. Кременца, Ровно, Полонное и Житомира (1859, 1860, 1862 гг.); Августиновича — 284 листа из окр. г. Лубны (1844, 1848—1850 гг.); Лаговского — 197 листов из окр. г. Городницы (1854, 1858 гг.) и Житомира (1859 г.); Андржиевского — 173 листа из окр. Киева, и сел. Ставища и Красиловки Ставищанского района Киевской области; Гаевского — 141 лист из окр. Полтавы (1849 г.); Варжанского — 57 листов из окр. Полтавы (1851 г.); Верные — 22 листа из окр. Городницы Житомирской обл. (1858 г.); Ельского — 45 листов из окр. Окицы (Бессарабия) (1857 г.). Значительно позже в гербарий были влиты отдельные листы сборов Монтрезора из с. Минковцев Славутского района и Новой Ушицы Хмельницкой области (1878, 1881, 1882 гг.), это главным образом были виды, отсутствовавшие в его гербарии.

Гербарий Роговича был использован самим А. С. при написании ряда работ (1852, 1853, 1855, 1861—1863 гг.), и в частности, его капитального труда «Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской» («Киевские университетские известия», 1868—1869 гг.). В этом труде приведен список в 1912 видов, 66 новых разновидностей. Дальнейшая судьба этих разновидностей была неодинакова, некоторые из них позже были возведены в ранг вида (например, *Ulmus effusa* Willd. β *celtidea* = *U. celtidea* [Rogov.] Litw.). Некоторые разновидности А. С. Роговича были признаны разновидностями и позднейшими систематиками, но поскольку они были приведены как *nomina nuda*, то не сохранили своих названий. Так, например, *Sagina nodosa* (L.) Fenzl α *glaberrima* теперь называется *S. nodosa* (L.) Fenzl var. *typica* G. Beck. Другие не были признаны разновидностями.

а некоторые не получили критической оценки тех монографов, для которых книга Роговича осталась неизвестной.

Для своего времени «Обозрение» Роговича было наиболее полной сводкой флористических сведений для территории пяти украинских губерний и послужило, наравне с трудами В. Г. Бессера, А. А. Андржиевского, Р. Е. Траутфеттера и В. М. Черняева, фундаментом для более поздних сводок по флоре Украины. Гербарий и научные труды Роговича были использованы И. Ф. Шмальгаузенем при написании «Флоры юго-западной России» и «Флоры средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа». Гербарные материалы и труды Роговича, касающиеся Волынской губернии и Радомышльского уезда Киевской губернии, были использованы И. К. Пачоским при написании «Флоры Полесья и прилежащих местностей». Флористические материалы Роговича были приняты во внимание и при составлении новейших флористических работ «Флоры УРСР» и «Визначника рослин УРСР».

И до сих пор «Обозрение» Роговича является настольным пособием для украинских флористов и систематиков. Гербарий и труды Роговича — ценное научное и культурно-историческое наследие. Это наследие будут изучать и последующие поколения ботаников.

А. С. Роговича можно считать одним из первых исследователей ископаемой третичной флоры на Украине. Его палеоботанические исследования проводились в начале 70-х годов XIX в. Но успел он опубликовать лишь две статьи с перечислением названий ископаемых растений (1875 г.): «О первобытном местонахождении янтаря около Киева» и «Исследование формации бурого угля Киевской губ.». Рогович описал два ископаемых вида — *Ficus giebeli* Rog. и *Abies carbonaria* Rog., найденных в отложениях Киевской спондиловой глины.

А. С. является основоположником украинской ботанической номенклатуры. В «Записках юго-западного отдела русского географического общества» (т. 1, 1873 г.) опубликован «Опыт словаря народных названий юго-западной России с некоторыми поверьями и рассказами о них», в котором приведено 772 названия как дикорастущих, так и культивируемых растений. В собирании ботанического номенклатурного материала из народных уст принимали также участие проф. Киевского университета М. А. Максимович, проф. Харьковского университета В. М. Черняев и некоторые другие.

Научная общественность дала достойную оценку заслугам Роговича. В 1851 г. он был избран членом Комиссии для описания губерний Киевского учебного округа; в 1857 г. — действительным членом Комитета по акклиматизации растений при Московском обществе сельского хозяйства; в 1861 г. — действительным членом Киевского статистического комитета и действительным членом Воронежского отделения акклиматизации животных и растений; в 1866 г. — действительным членом Минералогического общества в Петербурге; в 1869 г. — членом Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии при Московском университете. В том же 1869 г. он вступил как член-основатель в Киевское общество естествоиспытателей.

В честь А. С. Роговича было описано несколько новых видов: *Viola rogoviczii* Andrz. (возможно, это будет синоним *V. odorata* L. s. l.), *Cuscuta rogovitschiana* Trautv. (= *C. australis* R. Br.), *Dianthus rogoviczii* Kleop., *Aconitum rogoviczii* Wissjul.

Научные интересы Роговича были обширны, он известен как флорист и систематик растений, как палеонтолог и археолог. Он положил начало той области ботаники, которая в наше время получила название этноботаники. Но большую часть своих усилий Рогович отдал исследованию флоры пяти украинских губерний. Поэтому в историю отечественной ботаники он вошел прежде всего как известный флорист.

А. И. Барбарич и О. В. Зайченко.

Институт ботаники
Академии наук
Украинской ССР,
Киев.

(Получено 10 III 1964).

¹ Науковий щорічник Київського державного університету за 1956 р., Київ, 1957, стор. 892.

² В. И. Л и п с к и й, Гербарий С.-Петербургского ботанического сада, Юрьев, 1908, г., стр. 159.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

ПАМЯТИ Г. Е. СПАНГЕНБЕРГА-СПАГОРОВА

(К 75-летию со дня рождения)

Крупный советский ученый в области защиты растений Георгий Евгеньевич Спангенберг-Спагоров, являющийся одним из основоположников советской фитопатологии, родился на Украине в г. Селезневка (Донбасс). Среднее образование получил в г. Луганске. В 1912 г. окончил физико-математический факультет Харьковского университета.

Проявляя глубокий интерес к естественным наукам, он специализировался по микологии под руководством видных профессоров В. М. Арнольди и А. А. Потебни.

Уже в первой своей работе «Материалы к флоре паразитных грибов Харьковской губ.» Г. Е. дает описание свыше 100 видов паразитных грибов, из которых 30 видов ранее в Харьковской области не были известны, и один новый для науки вид. Однако в дальнейшей своей деятельности Г. Е. Спангенберг отходит от микофлористического направления и впервые в СССР приступает к обоснованию одного из новых направлений в деле защиты растений. Свои исследования он тесно увязывает с запросами сельского хозяйства и работает над созданием методики фитопатологического опытного дела, которого в то время в СССР не существовало.

К этому периоду (1921—1925 гг.) относятся его работы: «О влиянии полеводственных факторов на поражаемость пшеницы головней», «Методика искусственных заражений головней», «Шкалы устойчивости и поражаемости сортов пшеницы ржавчиной», «Пораженное поле как сообщество больных и здоровых особей», «Географические опыты по оценке сортов озимых и яровых пшениц на устойчивость к твердой и пыльной головне», «Метод глазомерной группировки при обследовании на поражаемость болезнями», «Компенсация урожая в посевах, пораженных головней» и целый ряд других работ (главным образом по борьбе с головней и ржавчиной хлебов и болезнями картофеля). Эти работы Г. Е. Спангенберга могут служить образцом целеустремленности и примером для иллюстрации нового и плодотворного направления советской фитопатологии, заложенного автором.

Большой интерес представляют исследования Г. Е. по картофелю, которые проводились им на Киевской опытной станции, где он руководил отделом фитопатологии (1925—1927 гг.). Им впервые была выдвинута идея о связи вырождения картофеля с приемами его возделывания. Совместно с проф. А. И. Боггардтом им были поставлены работы по созданию комплексной системы профилактических мероприятий для защиты растений от болезней; намеченные мероприятия в своей основе опирались на агротехнику и увязывались со всей системой хозяйства в единое целое. Эти идеи, не встретившие тогда особого сочувствия, в настоящее время являются общепризнанными и успешно проводятся в жизнь.

Особой заслугой Спангенберга является организация в нашей стране Службы учета болезней и вредителей растений. Являясь инициатором создания Службы учета, он проектировал эту организацию не только для собирания статистических данных, но и для накопления фенологических материалов, служащих целям познания роли экологических условий в развитии болезней растений, а в конечном счете для правильного планирования защитных мероприятий. В дело организации Службы учета болезней и вредителей растений Г. Е. вложил много инициативы, знаний и труда, в частности по подготовке соответствующих кадров.

Весьма ценными для теории и практики защиты растений были исследования, проведенные Г. Е. во Всесоюзном институте растениеводства, по оценке мировой коллекции хлебных злаков на устойчивость к ржавчине и поражению пыльной и твердой головней. Первые итоги этих исследований были им обобщены в докладе на Всесоюзной конференции по бурой ржавчине (1937 г.). Этот доклад привлек всеобщее внимание глубиной и оригинальностью подхода к обсуждаемой проблеме. Приведенные в нем данные были широко использованы для правильной классификации видов и форм хлебных злаков по их устойчивости, а также для развития учения об иммунитете пшеницы и других злаков к инфекционным заболеваниям, основы которого были заложены в работах Г. Е. об устойчивости растений к заболеваниям (1922—1923 гг.).

Виднейшие растениеводы нашей страны — фитопатологи и иммунологи — академики Н. И. Вавилов, Т. Д. Страхов, профессора А. И. Боггардт, Н. А. Наумов и др. высоко ценили научную, организаторскую и производственную деятельность Г. Е. Спангенберга-Спагорова, как и его замечательные человеческие качества. Н. И. Вавилов, например, пишет: «Я знаю Георгия Евгеньевича Спангенберга как чрезвычайно преданного науке исследователя, всецело себя отдавшего этому делу, не щадившего для науки ни времени, ни здоровья...».

Работы Г. Е. оставили глубокий след в разделах науки, относящихся к защите растений, фитопатологии и иммунитету к инфекционным заболеваниям. Многие результаты его работ вошли в учебники фитопатологии.

В годы культа личности оборвалась жизнь Георгия Евгеньевича. Ныне, после восстановления лепших норм в нашем обществе, восстановлено и доброе имя Г. Е. Спангенберга — большого ученого, чуткого и отзывчивого человека. Советские ученые-растениеводы с благодарностью вспоминают это славное имя.

М. М. Якубцинер, Т. И. Федотова и П. П. Чесноков.

Всесоюзный институт защиты растений
и Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

(Получено 24 VII 1964).

МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, КОНФЕРЕНЦИИ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 006.3 : 578.6

III ЕВРОПЕЙСКАЯ РЕГИОНАЛЬНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

П р а г а, 26 VIII — 3 IX 1964

Обширная программа работ III Европейской региональной конференции по электронной микроскопии показала, что метод электронной микроскопии применяется в целом ряде отраслей науки и техники. В области изучения биологических структур этот метод стал обычным методом морфологического исследования наряду со светопрозрачным микроскопированием; на конференцию было представлено 290 докладов биологического содержания.

В ботанике еще очень мало используется метод электронной микроскопии. Если ультраструктура животной клетки освещается очень широко как в морфологических, так и в биохимических исследованиях, то о растительной клетке говорится в основном в работах морфологического характера. Совокупность имеющихся работ по растительной клетке и растительным тканям свидетельствует о начальном периоде в изучении ультраструктуры растений. Правда, наряду с накоплением новых сведений по морфологии органоидов клетки началось изучение и биохимических характеристик ультраструктур растительных тканей. Изучаются также свойства ультраструктур в пределах двух сфер: вегетативной и генеративной, с учетом онтогенетических и физиолого-биохимических изменений. Выявляются также и ультраструктуры, имеющие диагностическое значение для таксонов уровня семейств.

Если раньше основное внимание уделялось субмикроскопической организации хлоропластов и частично клеточной оболочке, то на данной конференции получили освещение и такие структуры, как хромопласты, млечные сосуды, алейроновые зерна и т. д. Материалы 22 докладов, сделанных на секции «Растительная клетка» (секция ботаники), содержали сведения по субмикроскопической организации следующих клеточных органоидов и тканей: а) пластид (хлоропластов, хромопластов); б) митохондрий, в) клеточной оболочки (клетки древесины, простые и окаймленные поры); г) цитоплазматических компонентов сосудов; д) алейроновых зерен; е) млечных сосудов и т. д.

Первая группа докладов, заслушанных на секции ботаники была посвящена описанию новых ультраструктур, идентифицированных за последнее время у низших растений. По отдельным, более узким вопросам этой группы сообщений можно привести нижеследующие сведения. Так, в клетках слоевища хары и нителлы (докл. J. C. W. Crawley) обнаружены новые органеллы, которые находятся в непосредственной связи с клеточной оболочкой. Эти образования были идентифицированы как при фиксации глутаральдегидом, так и осмиевой кислотой. Органеллы имеют вид трубочек, заполненных электронноплотным материалом. Толщина мембраны этих трубочек около 75 Å. В свою очередь трубочки имеют общую оболочку, состоящую из двух элементарных мембран.

Субмикроскопическая организация клеток боковых ветвей водоросли хара была описана в работе Бартона (R. Barton). Автор показал морфологические картины изменений ультраструктур, происходящие по мере старения клеток. В молодых ветвях таллома хары клетки имеют меристематический характер, а их тонкая структура подобна другим эмбриональным тканям высших растений. Хлоропласты в таких клетках расположены вдоль продольных стенок клеток. Они отсутствуют возле поперечных стенок. Такое положение хлоропластов, по мнению Бартона, связано с фототаксисом. Хлоропласты содержат разбросанную ламеллярную систему, которая обнаруживает тенденцию к собиранию и упаковке ламелей в граны. Интересно, что с возрастом положение и локализация хлоропластов в клетках не меняются. В хлоропластах происходит увеличение объема ламеллярного комплекса, приводящее к возрастанию числа гран. Элементы эндоплазматического ретикулума распространены

в слое цитоплазмы, содержащей хлоропласты, а также в цитоплазме, расположенной вокруг ядра. Более старые клетки сильно вакуолизированы и содержат много везикулярных образований. Пузырьки по своему происхождению связаны с аппаратом Гольджи. Вакуоли развиваются в результате расширения небольших образований нерегулярной формы, присутствующих еще в меристематических клетках.

Ультраструктура клеток низших растений была освещена на примере некоторых видов грибов (В. И. Бирюзова, Т. М. Волкова, М. Н. Мейсель; М. Stoian; I. Jjević; M. Vondráková, D. Hesková; M. Girbardt; Ch. Strunk). Принципиально важные результаты содержались в докладе Бирюзовой, Волковой и Мейселя. Используя методику Парсонса, они обнаружили на мембранах крист митохондрий дрожжей грибовидные образования. Эти субъединицы рассматриваются авторами как макромолекулы энзим, ответственных за электронный транспорт и окислительное фосфорилирование. С целью изучения эффекта измененных условий роста на ультраструктуру митохондрий дрожжей в процессе перехода от аэробных к анаэробным условиям были проведены соответствующие эксперименты. Установлено, что после 4—6 дней пребывания в анаэробных условиях большинство митохондрий полностью или частично теряли свои кристы. Такая редукция крист находится, по мнению авторов, в прямой связи с ингибированием функции электронного транспорта. Если создавались соответствующие условия аэробного характера, то наблюдалось снова возрастание числа крист. Заслуживают внимания данные Джирбардта (M. Girbardt), который показал на электронномикрографиях и продемонстрировал кинокадры с митохондриями, расположенными в непосредственной близости к поперечным стенкам гиф *Polystictus versicolor*. Кристы в таких митохондриях располагаются радиально. На отдельных срезах митохондрии видны без внешней элементарной мембраны оболочки. Полость крист, образованных внутренней мембраной, сообщается непосредственно с окружающей цитоплазмой. Такая картина, по-видимому, может возникнуть в результате определенного положения плоскости среза или связана с нарушением внешней мембраны оболочки или же, что вернее, может отражать определенное, конкретное состояние митохондрий.

Другая группа сообщений секции «Растительная клетка» касалась ультраструктуры пластид и пропластид. Субмикроскопическая организация этих органоидов освещалась в трех работах. Пластиды как классический объект изучения ультраструктуры предельно упрощенных систем растительной клетки на сей раз были мало затронуты. Тем не менее данные, приведенные в докладах, показали, что электронномикроскопические исследования пластид продолжаются в направлении выяснения причин и условий образования и расположения мембранной системы внутри пластид и пропластид. Кроме того, на конференции были затронуты вопросы ультраструктуры другой категории пластид, а именно, хромопластид, они до сих пор очень мало изучены по сравнению с хлоропластами.

Исследования ультраструктуры хромопластид плодов тыквенных (Б. Т. Матненко) показали, что хромопласты могут иметь, кроме фибриллярной структуры, как об этом было известно до сих пор, также и мембранную организацию (мякоть арбуза). Отдельные хромопласты могут содержать в одной и той же пластиде как мембраны, так и фибриллы (плоды тыквы). По мнению автора, хромопластиды с мембранами и фибриллами характерны не только для представителей тыквенных, но и вообще для большинства изученных до сих пор растений. Поэтому автор предлагает разделить все изученные хромопласты на три группы в зависимости от наличия в них мембранных и фибриллярных ультраструктур: а) мембранные (ламеллярные), б) фибриллярные, в) ламелло-фибриллярные.

Другое явление, заслуживающее внимания, это то, что в хромопластах мякоти арбуза мембраны центра пластид и оболочки образуют единую непрерывную систему в пределах одной пластиды. Эта морфологическая картина весьма ценна для понимания цельности пластид и для объяснения внутриклеточного обмена.

Интересные сведения о зависимости формирования гран в хлоропластах от процессов аэробного дыхания были доложены югославскими учеными Девиде и Вришер (Z. Devidé, M. Wrischer). Они разработали вопрос о сущности явлений ориентации и упаковки ламеллярного комплекса в хлоропластах. Прежде считалось, что только хлорофилл определяет формирование гран и вообще мембран зеленых пластид. Несколько позже в работах известного пластидолога Ветшттейна хлорофиллу приписывалась уже более узкая роль, связанная только с ориентацией и упаковкой мембран в граны, тогда как само образование мембран, как было доказано, может идти и в отсутствие наличия хлорофилла. В дальнейшем выяснилось, что для правильной упаковки мембранной системы в граны необходимо, кроме света и хлорофилла, наличие соответствующей температуры. А после данной конференции стало очевидным, что образование гран связано и с процессами аэробного дыхания. Это подчеркивает еще раз сложность механизма образования, ориентации и упаковки мембран внутри хлоропластид.

В работе Дёбеля (P. Döbel) говорилось о близком расположении пропластид в клетках корня конских бобов с образованием скоплений. Автор приписывает таким скоплениям пластид определенную роль в физиологических процессах и ни в коем случае не считает их артефактами, связанными с методом препарирования. О физиологическом аспекте этих скоплений пропластид говорят отдельные случаи наличия мембранных мостиков между соседними пропластидами.

Несколько большее число сообщений было посвящено ультраструктуре оболочки клеток древесины и в особенности организации окаймленных пор. Ультраструктура

торуса окаймленных пор трахенд различных семейств голосемянных растений рассматривалась в работе Лизе (W. Liese). На конференции говорилось и о строении замыкающей пленки у простых, окаймленных и полуокаймленных пор двудольных растений (R. D. Machado, R. Schmid). Мачадо и Шмид изучали четыре основных типа замыкающих пленок пор: 1) межсосудистые (в пределах одной пары окаймленных пор), 2) между двумя паренхимными клетками (в пределах одной пары простых пор), 3) между паренхимной клеткой и сосудом (полуокаймленная пора), 4) между паренхимной клеткой и межклеточным пространством. У замыкающих пленок простых пор обнаружена с обеих сторон плазматическая мембрана. У полуокаймленных пор и у пор паренхимных клеток, граничащих с межклеточными веществами, покрывающие пленку, были, естественно, разными. Автор отмечает, что в межсосудистых замыкающих пленках окаймленных пор не были найдены плазмодесмы, тогда как на замыкающих пленках простых пор плазмодесм очень много. Замыкающие пленки полуокаймленных пор и соответственно пленки между паренхимными клетками и межклеточными веществами обладают одной особенностью, которая выражается в наличии «защитного» слоя со стороны паренхимной клетки. Со стороны сосуда замыкающие пленки претерпевают некоторые алтерации в виде частичного растворения, что приводит к исчезновению их самого наружного слоя. Мачадо и Шмид намерены изучить связь между ультраструктурой замыкающей пленки пор и физиологическими процессами этого района клетки.

Довольно убедительно была показана слоистость клеточной оболочки и расположение ламелл в каждом из трех слоев вторичной стенки (S_1 , S_2 , S_3) у ели и тополя (G. Caspersen), а также морфология и расположение микрофибрилл в тяговой древесине у бука и ясеня (B. J. Spit, S. M. Jutte). Микрофибриллы целлюлозы у ясеня оказались намного тоньше, чем у бука.

Вопрос об изменениях, происходящих в поперечных стенках члеников сосудов, млечных сосудов, ситовидных трубок с частичным или полным их исчезновением, обсуждался в сообщении Сасен (M. M. A. Sassen). На примере грибов *Phycomyces blakesleanus* и *Hansenula wingei* он показал, какие процессы имеют место в клеточной стенке при образовании зиготы. Сасен приходит к заключению, что клеточная стенка разрушается полностью, и что гидролитические ферменты тесно связаны с внешней стороной плазматической мембраны (эктопласты).

По ряду вопросов ультраструктуры цито- и гистологических элементов растений были сделаны единичные сообщения. Они касались ультраструктуры сосудов, алейроновых зерен, млечных сосудов и клеточной дегенерации в меристематической ткани.

Очень интересные данные содержало выступление Бюва (R. Buvat) относительно изменений клеточных компонентов сосудов, начиная от этапа специализации их члеников до полной дифференциации сосудов, когда они лишены живого содержимого. Несмотря на то, что в литературе известно кое-что об изменениях в ультраструктуре сосудов по работам Исо (K. Esau) и ее сотрудников, сообщение Бюва содержало целый ряд интересных моментов относительно участия элементов эктопласты и эндоплазматической сети в утолщении стенок сосудов. В сообщении речь шла в основном о сетчатых сосудах из метаксилемы тыквы обыкновенной. В этих сосудах перфорация терминальных участков оболочки происходит очень поздно. Первые моменты дифференциации сосудов связаны с сильным ростом их в поперечном направлении и со значительной гидратацией члеников. Возрастание объема этих клеток приводит к образованию большой вакуоли, разжижению протоплазмы и гипертрофии ядра. Ядро имеет лопастный контур и его поверхность очень сильно извилиста. В цитоплазме встречаются обыкновенные митохондрии и округлые пластиды со слабой внутренней дифференциацией мембранной системы. Перед полной дегенерацией ядра пластиды образуют одно или несколько крахмальных зерен небольших размеров.

Эктопласт очень извилист в местах вторичного утолщения стенки сосудов, образуя кармашки, сходные с пиноцитозными пузырьками. По мнению Бюва, эндоплазматический ретикулум принимает участие в процессах вторичного утолщения клеточной оболочки сосудов. Диктиосомы состоят из множества пузырьков, которые обуславливают альвеолярный характер протоплазмы. Эти пузырьки часто контактируют с элементами эндоплазматической сети и с кармашками эктопласты.

От лаборатории ботаники Высшей нормальной школы Парижа, руководимой Бюва, выступала Н. Пу (N. Pou) по вопросу локализации активности фосфатазы в эмбриональных клетках пшеницы в начале прорастания. Это явление она наблюдала в алейроновых зернах. От этой же лаборатории выступил на конференции Л. Женева (L. Geneva). Он сообщил о процессе дегенерации клеток в меристематической ткани редиса. Изучение ультратонких срезов показало, что процесс дегенерации клеток наблюдается в различных областях коры корня, в зоне наибольшей дифференциации меристемы. Это явление встречается обычно в первичных меристемах корня.

На заседании секции «Растительная клетка» был заслушан также доклад, посвященный ультраструктуре млечных сосудов снотворного мака (S. Savran, L. Fridvalsky, B. Lovas, G. Verzar-Petri).

На конференции указывалось на значение добытых новых фактов для развития существующих теорий пиноцитоза, многосеточного роста клеточной оболочки и молекулярной организации мембран. Вопросы пиноцитоза получили дальнейшее развитие (Weiling, Buvat). Теория «multinet» (многосеточная) роста клеточной оболочки растений была подтверждена на примере пылевых трубок (M. M. A. Sassen). О соответ-

ствии мембран трубчатых образований клеток хары, постулируемой Робертсоном «unit membrane», говорилось в работе Грэули (J. C. W. Crawley). Он нашел, что толщина мембран субмикроскопических трубочек из цитоплазмы клеток хары составляет примерно 75 Å. Эти мембраны при срезании их под прямым углом обнаруживают трехслойность, характерную для элементарной мембраны. Крайние слои электроплотные, средний — светлый.

Методика и техника препарирования объектов в электронной микроскопии зарегистрировали отдельные успехи, о которых прямо или косвенно упоминалось на конференции. В частности, многие исследователи перешли на комбинированную фиксацию глутаральдегидами и растворами четырехоксида осмия. Оказалось, что глутаральдегиды обеспечивают хорошую презервацию ультраструктур растительных клеток. Большинство зарубежных ученых заливают материал только в эпоксидные смолы типа арамид. Многие применяют вестонал, считая его вполне пригодным для заливки объектов. Метакрилаты используются уже реже. В связи с этим желательно было организовать и в нашей стране поиски подходящих смол для заливки объектов с тем, чтобы повысить степень сохранности ультраструктур, в особенности растительных объектов. Но всей вероятности, это в первую очередь необходимо сделать в отношении заливки растительного материала, который сильно разбухает при заливке в метакрилаты (например, пекто-целлюлозные оболочки). В этом же плане надо отметить, что очень плохо сохраняются в метакрилатах ткани, фиксированные перманганатом калия.

Контрастирование при помощи уранилацетата и гидроксида свинца почти решило проблему недостаточности контраста биологических структур. Как правило, все электронномикрографы, демонстрируемые на секции ботаники и на других секциях, были выполнены безукоризненно. И тем не менее в этом направлении еще остается многое сделать. Отдельные попытки по вопросу повышения контрастности имеются и со стороны электрооптиков. В работе Вильса (A. P. Wilska) сообщалось о создании низковольтных электронных микроскопов (18—24 кв, 6—10 кв), которые обеспечивают более повышенный контраст объектов.

Большие достижения в области увеличения разрешающей способности имеются у электронных микроскопов разных фирм. В частности, электронный микроскоп модели IEM-7 имеет предельную разрешаемую способность, равную 2.35 Å с гарантией 4.5 Å. Таким образом, если на конгрессе в Филадельфии (1962 г.) говорилось о пределе разрешения в 4 Å, то сейчас эта цифра равняется 2.35 Å.

Получение ультратонких срезов стало обычным делом. С другой стороны, высоковольтные электронные микроскопы (1000 кв) позволяют изучить на просвет срезы, необычной для практики электронной микроскопии толщины, в 6—8 м. Об этом сообщалось в работе французских ученых (G. Dupouy, F. Perrier, L. Durrieu).

Исходя из того, что было доложено по фитоультраструктурам на III Европейской конференции по электронной микроскопии, надо отметить, что все данные морфологического или цитохимического содержания были в основном новыми для ботанической науки. Получены неизвестные до сих пор характеристики субмикроскопической организации таких анатомических элементов, как млечные сосуды, хромопласты, алейроновые зерна, митохондрии грибов и т. д. Одновременно в ряде работ была показана и динамика ультраструктур в процессе онтогенетического становления сосудов и дифференциации меристемных тканей. Получены новые диагностические данные по организации торуса у различных семейств хвойных и у хвойниковых.

Однако приходится сожалеть, что субмикроскопическая организация растений исследуется все еще очень мало, работа конференции подтвердила это самым убедительным образом — из 290 сообщений, доложенных на этой конференции по биологическим структурам, только 22 касались растительных клеток и тканей. К этому надо добавить, что большая часть доложенных данных носила описательный характер. Электронная микроскопия растений находится в стадии инвентаризации новых данных по ультраструктуре органоидов клетки, тканей и органов. Правда, были доложены отдельные исследования, в которых морфологические, биохимические и физиологические данные рассматривались в едином плане.

По-видимому, такая оценка современного состояния исследований в области субмикроскопической организации растений может быть дана не только в отношении итогов работы секции «Растительная клетка» на III Европейской конференции по электронной микроскопии, но и по тому, что сделано в этой области вообще, и, в частности, в нашей стране. В связи с этим уместно обратить внимание всех национальных комитетов Международной федерации по электронной микроскопии, ботанических учреждений и ботанических обществ на необходимость усиления исследований растительных ультраструктур. В особенности следует развивать исследования общетеоретического характера, связанные со спецификой и общностью мембранных, фибриллярных и гранулярных ультраструктур у растений в различных клетках, тканях и органах. Это важно и потому, что часто как раз на этом уровне начинается или кончается специфика фитоустройств и обнаруживается общность с животным миром. В качестве примера специфики фитоустройств могут служить особенности организации мембран и фибрилл пластид, а также сами пластиды, которые у животных отсутствуют.

Другим вопросом, заслуживающим, на наш взгляд, внимания при исследовании субмикроскопической организации растений, является устойчивость ультраструктур органоидов растительной клетки в их онто- и филогенезе. Ведь многие мембраны, фибриллы и гранулы носят эфемерный характер и адекватны только определенным

периодам или состояниям органоида клетки, ткани. Также важно при этом выяснить, в какой степени проявляется консервативность или пластичность гистоструктур на субмикроскопическом уровне, в пределах вегетативной и генеративной сферы растения.

Конечно, в настоящий момент первоочередной является задача изучения ультраструктуры большинства растений, с учетом специфики тканевого и органогенного уровня.

Для усиления в СССР работ по изучению ультраструктуры растений желательно было бы проведение симпозиума, посвященного применению в ботанических исследованиях электронной микроскопии.

Б. Т. Матиенко.

Ботанический сад
Академии наук Молдавской ССР,
Кишинев.

(Получено 2 X 1964).

ХРОНИКА

УДК 006.16(479.25)

В БОТАНИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР

Недавно мне довелось побывать в г. Ереване и ознакомиться с деятельностью Ботанического института АН Армянской ССР. Теоретические и практические достижения ботаников Армении заслуживают подробного описания, но в настоящем очерке я могу остановиться на них только кратко и схематично.

Наибольшее развитие ботанических исследований в Армении следует отнести к периоду становления Ботанического института АН Арм. ССР, организованного в 1943 г. на базе Ботанического сада и сектора ботаники Института биологии. В научной деятельности Ботанического института (директор — проф. д-р биол. наук В. О. Казарян) главными являются четыре проблемы: а) флора и растительность Армянской ССР, б) растительные ресурсы республики, в) физиологические исследования онтогенеза растений, г) интродукция растений и разработка научных основ озеленения населенных пунктов республики.

Богатая флора Армении начала усиленно изучаться с первых лет организации в республике советской власти. С этим изучением связаны имена известных советских ботаников — А. А. Гроссгейма, А. К. Магакьяна, Д. И. Сосновского, А. Л. Тахтаджяна, С. Г. Тамамшян, Н. А. Троицкого, Ан. А. Федорова, А. Б. Шелковникова и других. Еще в предвоенные годы были опубликованы капитальные труды и монографии, посвященные познанию флоры и растительности Армении, в частности А. Л. Тахтаджяна — «Ботанико-географический очерк Армении» (1941), А. К. Магакьяна — «Растительность Армянской ССР» (1941) и некоторые другие работы. В 1945 г. А. Л. Тахтаджяном и Ан. А. Федоровым была составлена двухтомная иллюстрированная «Флора Еревана», в которую было включено примерно 1300 видов растений Арабатской равнины и прилегающих предгорий. В 1949 г. уже имелась карта растительности районов флоры Армении (Тахтаджян, 1949). В коллективной работе с ботаниками Грузии и Азербайджана был сделан и первый вариант карты восстановленного растительного покрова Закавказья (Д. И. Сосновский, А. А. Гроссгейм, Л. И. Прилипко, М. Ф. Сахокия, А. Л. Тахтаджян, 1947).

Под руководством Тахтаджяна ботаники приступили с 1952 г. к важной работе — составлению 10-томной «Флоры Армении». Это был первый опыт инвентаризации флоры республики.

Коллектив сектора систематики и географии растений (зав. — канд. биол. наук Я. И. Мулкиджанян, кандидаты биол. наук В. Е. Аветисян, Е. М. Аветисян, Э. Ц. Габриелян, Р. А. Карапетян, Ш. Г. Асланян) за истекший период обеспечил составление 6 томов «Флоры Армении», из коих опубликовано 4 тома (1954, 1956, 1958, 1962 гг.). Это капитальное издание насыщено новыми данными и составляется по оригинальной филогенетической системе Тахтаджяна, имеет большое научное и практическое значение.

В подготовке к изданию «Флоры Армении» приняли участие, кроме ереванских ботаников, также ботаники Ленинграда, Тбилиси, Сухуми — чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкин, д-р биол. наук Ан. А. Федоров, чл.-корр. АН Арм. ССР А. Л. Тахтаджян, чл.-корр. АН Груз. ССР А. А. Колаковский, д-р биол. наук И. П. Манденова и др. В составленных томах «Флоры Армении» описано около 1800 видов, относящихся к 93 семействам (всего 113) и 435 родов (всего 774), что составляет примерно две трети от всего видового состава растений Арм. ССР.

В процессе обработки гербариев выявлено около 250 видов, которые ранее не были известны не только для Армении, но и для СССР, а кроме того, описано около 70 новых видов растений.

В ближайшее время намечается закончить работу по составлению словаря армянских, латинских и русских названий растений. В этот словарь будет включено 15 тысяч названий растений Армении и сопредельных стран (составители словаря — Я. И. Мулкиджанян, Р. А. Карапетян, Ш. Г. Асланян). Систематики составили ряд важных монографий, в частности: «Груши Кавказа» (Ан. А. Федоров, 1943); «Мордовник» (Я. И. Мулкиджанян, 1950); «Девясил» (В. Е. Аветисян, 1958); «Рябина» (Э. Ц. Габриелян, 1958). Заканчивается составление труда: «Дендрофлора Армении» (Я. И. Мулкиджанян). В послевоенное время сотрудники сектора систематики опубли-

ковали 15 монографий, около 150 научных статей, 18 научно-популярных брошюр, карт и плакатов. Гербарий сектора систематики к 1970 г. отметил свой полувековой юбилей (он начал создаваться с 1920 г. А. Б. Шелковниковым). В настоящее время в нем насчитывается около 150 тысяч гербарных листов, представляющих флору Армении, Кавказа, сопредельных стран Западной Азии, а отчасти Европы и США. Однако более половины гербарных листов представляют растения Армении. Гербарий привлекает внимание ботаников из многих союзных республик СССР, а также из зарубежных стран.

Весьма интересны и важны исследования по эволюционной морфологии, палинологии, палеоботанике, начатые почти 20 лет тому назад Тахтаджяном. Он опубликовал: «Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений» (1943), «О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике» (1947), «Морфологическая эволюция покрытосеменных» (1948). В последней обширной работе автор выдвинул свою систему представлений об основах эволюционной морфологии цветковых растений.

Больших успехов сотрудники добились в палинологии. Был составлен словарь терминов, употребляемых при описании пыльцевых зерен, а вопросы эволюции последних нашли свое отражение в работе А. Л. Тахтаджяна и А. А. Яценко-Хмелевского «Опыт стандартизации палинологической терминологии» (1945). Опубликована капитальная работа Е. М. Аветисян «Ильпыд кавказских представителей сем. Бурачниковых в связи с их систематикой» (1956). Этим же автором предложен новый, так называемый упрощенный ацетолитный метод окрашивания пыльцы, значительно облегчающий ее изучение. Опубликована и подготовлена к печати серия работ по морфологии микроспор ряда крупных таксонов: Кампеломковых и Парнолистниковых (В. Ш. Агабабян, 1961, 1964; Васильковых (Е. М. Аветисян, 1964). В настоящее время палинологам составляются для «Флоры Армении» описания микроспор всех родов. Значительно выросла палинотека, созданная еще в 1944 г. и насчитывающая сейчас около 6000 препаратов пыльцы. С 1963 г. в секторе систематики развернуты карпосистематические исследования (сем. Сложноцветных и Зилейных).

Достижением сектора является создание весьма ценной коллекции древесины Кавказа и многих субтропических и умеренных областей мира, в ней уже насчитывается более 4000 образцов. На основе этой коллекции проф. д-р биол. наук Яценко-Хмелевский (1948) опубликовал работу «Принципы систематики строения древесины для разрешения вопросов таксономии и филогении высших растений». Ему же принадлежит монография «Основы и методы анатомического исследования древесины» (1954).

Накопеч, совместно с сотрудниками лаборатории анатомии (С. А. Туманян, В. А. Паланджян, Б. М. Тер-Абрамян) и при активном участии М. С. Гзырян, Яценко-Хмелевский составил двухтомную монографию «Древесины Кавказа» (1-й том опубликован в 1954 г., 2-й том находится в печати).

После некоторой реорганизации Института группа анатомов с 1955 г. работает при лаборатории физиологии растений, где исследуются изменения структурных элементов проводящей системы в процессе онтогенеза, в зависимости от экологических условий (В. А. Паланджян). Проводились также исследования по физико-механическим свойствам основных древесных пород Арм. ССР. Данные по этим породам вошли в ГОСТ СССР (П. А. Хуршудян).

Остановимся теперь на секторе геоботаники и экологии. Еще в 30-х годах началось в Армении изучение растительности республик. Эти исследования с тех пор весьма расширились и уже завершились рядом солидных трудов, в частности «О сменах растительности в лесной области Закавказья» (1942), «О взаимоотношениях лугов и некоторых других фитоценозов Кавказа», «К истории формирования флоры высокогорий Кавказа» (1946). Эти последние работы написаны П. Д. Ярошенко. Ряд монографических трудов по растительности Арм. ССР опубликовал чл.-корр. Арм. ССР А. К. Магакян (1933—1953).

История развития отдельных типов и групп растительности нашла свое освещение в целой серии статей сотрудников сектора. Отметим здесь работы А. А. Федорова, С. Г. Нариняна, Г. А. Тонакапяна, которые сообщили о генезисе, экологии и биологии альпийской растительности Кавказа и Армении. Всесторонне изучена динамика развития травостоя в каменистой полупустыне (Н. В. Мирзоева).

Значительные исследования проведены по водно-болотной растительности Ара-ратской, Лорийской, Айраратской равнины (А. М. Барсегян). А. В. Иванова изучила и описала типы редколесий республики, ею опубликована работа: «Можжевельниковые редколесья южной Армении» (1962). Была опубликована работа А. Г. Долуханова «Леса Загсезура» (1949).

В 1961 г. в Институте организован самостоятельный сектор лесоводства (зав. сектором — канд. биол. наук П. А. Хуршудян). Работы по лесоведению расширились. Продолжалось изучение местных дубовых лесов и разработка новых, более рациональных приемов ведения лесного хозяйства республики (монография Т. Б. Махатадзе «Дубравы Армении», 1954, и серия статей). Лесную растительность верхнего горного пояса северной Армении изучал в геоботаническом и лесоводственном отношении А. Г. Абрамян.

Практически важны работы П. А. Хуршудяна по вопросам облесения освобожденных дольных грунтов оз. Севан. Процесс же естественного зарастания дольных групп Севана травянистой растительностью был обстоятельно изучен Р. А. Карапетян. Региональному комплексному исследованию растительности Армении посвящены ра-

боты П. Д. Ярошенко «Субтропическое Мегри» (1941), «Растительность Горисского района» (1946), «Растительность Сиспанского района» (1950), а также работа Г. Д. Ярошенко «Лесная растительность центральной части южной Армении» (1945).

В последние годы в секторе геоботаники стали преобладать лесоводственные экологические исследования, в частности по водному режиму древесных пород (П. А. Папикян), по изучению корневой системы древесных пород (П. А. Хуршудян), по экологии альпийских растений — стационар на горе Арагац (С. Г. Наринян и В. Е. Восканян). После 1945 г. сектор опубликовал 182 научные статьи.

Все более широко развываются исследования в лаборатории физиологии и анатомии растений (завед. д-р биол. наук проф. В. О. Казарян). Эта лаборатория существует уже 22 года. В первое время тематика научных исследований сотрудников лаборатории была посвящена выявлению высококалорийных растений во флоре Армении. Были установлены корреляции между содержанием витамина С в плодах шиповника и формой их чашелистиков и самих плодов (М. Х. Чайлахян).

В последнее десятилетие изданы три монографии В. О. Казаряна: «Стадийность развития и старения однолетних растений» (1952), «Физиологические особенности развития двулетних растений» (1954), «Физиологические основы онтогенеза растений» (1952). Опубликовано сектором в СССР и за границей более 150 статей и сообщений. В написании этих работ принимали активное участие все сотрудники лаборатории — Э. С. Авунджян, Г. Г. Габриелян, Н. В. Балагезян, К. А. Карапетян и др.

В лаборатории физиологии и экологии продолжают исследования по зимостойкости (К. А. Карапетян) и анатомии растений (В. А. Паланджян, Б. М. Абрамян), изучению амфиокислотного и углеводного обмена у луковичных в связи с их генеративным развитием (Г. Г. Габриелян). Лаборатория теперь оснащена современными аппаратами и различными приборами. Новые приборы конструируются и в самой лаборатории. Важная работа ведется и в лаборатории растительных ресурсов (зав. — д-р биол. наук С. Я. Золотницкая). В последние годы сотрудники этой лаборатории были заняты всесторонним исследованием растительных ресурсов флоры Армении, продуцирующих физиологически активные вещества, в частности алкалоиды и гликозиды, витамин Е, вещества-антибиотики.

Обследование флоры Армении на алкалоиды, охватившее немногим менее половины всего видового состава (1300 видов из 112 семейств), позволило выделить свыше 80 новых растений-алкалоидоносов, перспективных для дальнейшего углубленного химико-фармацевтического и отчасти клинического изучения.

Экспериментально доказана возможность повышения Е-витаминности растений путем дополнительного освещения длинноволновым УФ, что представляет интерес для тепличных и гидропонных культур (С. Я. Золотницкая и Г. О. Аюкян).

Проведены исследования кормовых ресурсов на витамин Е (Г. О. Аюкян). Изучена антимикробная активность более чем 280 видов флоры Армении, в том числе фитонцидных декоративных растений Еревана (И. С. Мелкумян). Лабораторией опубликовано более 50 работ по вопросам растительного сырья, в том числе «Атлас по определению семян и плодов лекарственных растений» (С. Я. Золотницкая и А. А. Авакян, 1950), монография «Лекарственные ресурсы флоры Армении» (С. Я. Золотницкая), в 1958 г. издана первая часть, вторая часть труда находится в печати.

Перейдем к краткому описанию Ботанического сада (зав. — канд. с.-х. наук Т. Г. Чубарян). Предшественником современного Ботанического сада АН Арм. ССР был Ботанический сад Наркомзема республики, существовавший с 1927 по 1932 г. В 1935 г. одновременно с открытием Армянского филиала АН СССР постановлением Совнаркома республики от 15 июля для организации Ботанического сада был выделен участок в 102 га в Аванском ущелье. На этой голубиной территории, лишенной древесной растительности и каких-либо пометений, и был создан нынешний Ботанический сад. Так же на присвоенной территории, в 1935 г. было начато строительство Кирово-Анганского отделения сада, а в 1944 г. — Севанского отделения. Ботанический сад Армянского филиала АН СССР (АРМФАН), а впоследствии АН Арм. ССР, существовал в качестве самостоятельного учреждения с 1935 по 1948 г., затем он вошел на правах сектора в состав Ботанического института.

Молодой коллектив Ботанического сада АРМФАНа (первые директора — Е. С. Казарян и З. А. Аствацатурян) выполнил значительную работу по озеленению территории сада и разведению в нем первоначальных исследований по интродукции растений.

Важнейшим итогом интродукционной работы сада следует считать создание богатейших в республике растительных фондов мировой флоры. Растительные коллекции, флористические, географические и декоративные экспозиции сада являются важным источником реконструкции флоры республики и основной базой для экспериментальных исследований и учебно-просветительской работы в области ботаники. Достаточно отметить, что в Ереванском ботаническом саду в настоящее время имеется более 3000 видов и разновидностей древесных и травянистых растений и около 1200 сортов цветочных культур.

Предварительные итоги интродукции древесных растений за 1935—1950 гг. нашли отражение в ряде опубликованных научных сообщений (Г. Д. Ярошенко с сотр. по Ереванскому саду; Т. Б. Махатадзе по Кирово-Анганскому и Т. Г. Чубарян по Севанскому саду). Результаты строительства зеленого кольца Еревана обобщили А. О. Мкртчян и А. А. Григорян. В последние годы подведены итоги интродукции древесных растений за весь период существования сада: опубликован аннотированный каталог деревьев и кустарников Кирово-Анганского и Севанского отделений (Б. Л. Махатадзе, Т. Г. Чубарян, В. А. Азарян), завершается труд «Деревья и кустарники Ереванского

ботанического сада» (А. О. Мкртчян), опубликована работа «Древесные экзоты Еревана» (Л. В. Арутюнян). Успешно интродуцирована культура лавра благородного в субтропических микрорайонах северной Армении (Т. Г. Катарян и Н. А. Хуршудян). Выявлены перспективы разведения шелковицы в горных районах республики (Г. Г. Халатян). Установлена возможность успешной культуры многих овощных, пропашных и плодово-ягодных растений в высокогорном Севанском районе (Т. Г. Чубарян и В. А. Азарян).

Обширная работа проведена по линии испытания и обогащения ассортимента травянистых декоративных растений открытого грунта (З. А. Аствацатрян, Г. Д. Ярошенко, М. Ф. Темирова). Проводилась селекционная работа с цветочными культурами, выведены новые высокодекоративные сорта и формы: махровые рудбекии и петунии (Э. К. Лавчян), устойчивые в условиях Еревана георгины и новые формы канн (З. А. Аствацатрян).

Интродукцией тропических и субтропических растений в условиях оранжерей занимается А. И. Хримлян, который уже создал оранжерейный фонд в объеме более 1000 видов и форм. А. А. Ахвердовым и Н. В. Мирзоевой введены в культуру в Ереванском саду 1050 видов травянистых растений армянской флоры.

Другим направлением в деятельности Ботанического сада является изучение биологии и экологии интродуцируемых растений и первичная разработка приемов их выращивания. Выявлено значение полива для повышения зимостойкости дальневосточных пород в условиях Кировакана (Л. Б. Махатадзе); испытывались фитотехнические и агротехнические приемы, способствующие повышению зимостойкости теплолюбивых древесных экзотов в Ереванском саду (А. О. Мкртчян). Экспериментально установлены (Т. Г. Чубарян) основные факторы внешней среды, лимитирующие рост и развитие многих хвойных пород в аридных условиях Еревана. Разработана группировка дендрологического ассортимента Еревана по степени его акклиматизации (Л. В. Арутюнян) и зимостойкости (Т. Г. Чубарян, Я. И. Мулкиджанян). Успешно разработаны в условиях Еревана приемы вегетативного размножения многих ценных и редких древесных растений (Э. К. Лавчян, Е. А. Григорян). Выявлены возможности и значение выращивания многих древесных растений из незрелых семян (Е. А. Григорян). Установлены основные черты семенного возобновления искусственных древонасаждений в Ереванской полупустыне (Т. Г. Чубарян, Я. И. Мулкиджанян). Особенности фенологии древесных пород в связи с вертикальной поясностью выявили Л. В. Арутюнян и В. А. Азарян. Обобщены результаты лесоразведения в Ереванской полупустыне (Г. Д. Ярошенко), разработаны вопросы озеленения Кировакана (Л. Б. Махатадзе, Л. П. Биричевская), подобран ассортимент древесных пород и установлены принципы озеленения шоссе Ереван—Севан (Я. И. Мулкиджанян, А. О. Мкртчян). Выявлены перспективы озеленения районов Севанского бассейна и даны рекомендации об ассортименте древесных пород (Т. Г. Чубарян, Р. А. Абрамян). В последние годы разрабатывались принципы озеленения Еревана и сделан опыт его климатического микрорайонирования (Л. В. Арутюнян).

Детально исследована микрофлора Ботанического сада и его отделений в Севане и Кировакане (С. А. Симонян).

Ботанический сад ныне занимает 90 га, из них освоено под насаждения около 80 га. В саду созданы: географический дендропарк, насчитывающий около 800 видов и форм (А. О. Мкртчян, Л. Б. Махатадзе, А. А. Бозоян), экспозиции флоры и растительности Армении (А. А. Ахвердов, Н. В. Мирзоева), коллекционный участок цветочных культур и роз (З. А. Аствацатрян), экспозиции суккулентных, тропических и субтропических растений в оранжерее (А. И. Хримлян).

Кироваканское отделение сада площадью 12 га имеет дендропарк ландшафтного стиля, розарий, георгинарий и питомник. В его коллекционном фонде насчитывается более 500 видов и форм деревьев и кустарников, 25 видов и 220 сортов травянистых декоративных растений. Из общей площади сада озеленено около 9 га. Наиболее существенный вклад в создание насаждений Кироваканского сада внесли Л. Б. Махатадзе и Г. Д. Ярошенко.

Севанское отделение сада занимает территорию в 4 га, из них освоено 3.3 га. Здесь имеются: дендропарк, интродукционные участки древесных и цветочных растений, плодово-ягодный сад и питомник. В растительном фонде насчитывается до 500 видов и форм деревьев и кустарников, около 50 сортов плодовых и ягодников, более 100 видов и сортов цветочных. Строительство Севанского отделения осуществляли Т. Г. Чубарян и В. А. Азарян. Научные связи Ботанического сада осуществляются главным образом путем обмена семенами и растениями. Каталог его семян в 1963 г. был разослан 390 ботаническим учреждениям СССР и 39 зарубежным странам, было получено и отправлено более 10 000 образцов семян.

С 1940 по 1963 г. садом опубликовано 240 научных сообщений и заметок общим объемом около 210 печатных листов. Издано 19 номеров «Бюллетеня» Ботанического сада, 2 тома «Трудов» и 28 номеров каталога семян.

Озеленительным организациям республики ежегодно передается посадочный и семенной материал новых и редких древесных и травянистых растений, интродуцированных и выведенных в Ботаническом саду и его отделениях. В период с 1950 по 1962 г. в практику озеленения внедрено 60 видов деревьев и кустарников, 55 видов и 65 сортов цветочных культур.

Ботанический институт
им. В. А. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

В. С. Соколов.

(Получено 20 IX 1964).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22

ХРОНИКА ВБО

Президиум Всесоюзного ботанического общества (ВБО) обратился в Министерство просвещения РСФСР и Академию педагогических наук с предложением ввести представителей ВБО в созданную ими комиссию по пересмотру программ и учебников для средней школы.

Как известно, Всесоюзное ботаническое общество уже неоднократно поднимало вопрос о недопустимо низком уровне преподавания биологических дисциплин в средней школе, о необходимости пересмотра программ по общей биологии и ботанике и составлении новых учебников, удовлетворяющих требованиям современной биологической науки. Научно-педагогическая секция ВБО в прошлом провела ряд критических обсуждений существующих программ и учебников по ботанике и основам дарвинизма и вносила конкретные предложения, направленные на улучшение преподавания общей биологии и ботаники в средней школе.

Академия педагогических наук в ответ на обращение ВБО сообщила, что она приветствует инициативу Общества и согласна включить в состав комиссии представителей ВБО.

Научно-педагогическая секция ВБО намечает в ближайшее время подробно рассмотреть и выдвинуть конкретные предложения по улучшению преподавания биологических дисциплин в средней школе.

Президиум ВБО на своем заседании от 17 ноября 1964 г. заслушал и обсудил доклад о работе микологической секции ВБО (председатель секции П. Н. Головин). Докладчик П. Н. Головин отметил, что микологическая секция является одной из самых старых секций Общества и регулярно ведет свою работу. Сейчас секция охватывает свыше 140 членов ВБО, проживающих в Ленинграде и других городах. Отчеты о деятельности секции систематически публикуются в Ботаническом журнале. Помимо обсуждения представляемых докладов, секция ежегодно организует микологические экскурсии по окрестностям Ленинграда.

Секция предполагает в ближайшем будущем организовать на общественных началах бюро определения грибов и оповестить о его деятельности все заинтересованные организации.

При обсуждении отчетного доклада П. Н. Головина, члены президиума одобрили отозвались о деятельности микологической секции и призвали руководство других секций учесть ее опыт. Одновременно с этим была выражена серьезная озабоченность тем обстоятельством, что работы по микологии в Советском Союзе не развернуты должным образом, имеется серьезное отставание от аналогичных зарубежных исследований. Очень плохо обстоит дело с подготовкой кадров микологов, происходит даже сокращение кафедр в университетах, готовящих специалистов по низшим растениям.

Президиум ВБО постановил обратиться в Министерство высшего и среднего специального образования и Министерство сельского хозяйства СССР с мотивированными докладными записками о необходимости расширения микологических исследований и подготовки кадров микологов. Решено также обратиться в президиум Академии наук СССР с представлением об организации специального микологического журнала.

Выполняя постановление III делегатского съезда ВБО, секция флоры и растительности Общества на заседании 21 марта 1964 г. обсудила мероприятия по оживлению деятельности комиссии по истории флоры и растительности СССР. С 1964 г. Комиссия будет работать при Всесоюзном ботаническом обществе. Председателем ее, как и прежде, является В. Н. Сукачев, его заместителями избраны М. М. Ильин и А. И. Толмачев, ученым секретарем — Б. А. Юрцев.

В октябре 1964 г. комиссией разослано обращение «Ко всем советским ботаникам, заинтересованным в изучении флоры и растительности» с целью получить сведения

о составе актива ботаников, работающих в этой области, и учесть их интересы при планировании мероприятий комиссии.

3 ноября 1964 г. состоялось обсуждение программы работы комиссии и плана на 1965 г. (докладчик Б. А. Юрцев). В январе—марте 1965 г. было намечено провести обсуждение перспектив разработки в СССР основных проблем истории флоры и растительности и связанных с этим первоочередных задач в области региональных флористических, ботанико-географических и палеоботанических исследований, монографических: Е. М. Лавренко — по аридным и субаридным районам, А. И. Толмачев — по северным районам (Арктика, таежная зона, горы). В ходе обсуждения будут избраны кураторы основных проблем и в помощь им небольшие инициативные группы ботаников. Намечены также темы ближайших совещаний. В частности, по северным районам на 1966—1968 гг. планируется проведение двух симпозиумов: 1) «Плейстоценовые ландшафты Европы и Западной Сибири» и 2) «История флоры и растительности горных Сибири». В плане подготовки первого симпозиума намечено опубликовать специальные обзоры по теме симпозиума. К симпозиуму по горным флорам намечается подготовить (на основе сотрудничества всех лиц, изучающих эти флоры) точечные карты ареалов эндемичных горных растений Сибири. За два—три года до созыва этого симпозиума будет напечатана и распространена подробная программа, примерный круг вопросов для обсуждения на симпозиуме. Материалы симпозиумов будут опубликованы.

В течение 1965 г. намечено подготовить к сдаче в печать V том «Материалов по истории флоры и растительности СССР» (по Сибири) и 2-й выпуск серии «Ареал» (по аридным районам). К публикации в этих изданиях будут приниматься работы, обсужденные на заседаниях комиссии или других компетентных организаций и рекомендованные ими к печати.

На заседании 3 ноября 1964 г. говорилось также о важности изучения и необходимости организации охраны реликтовых растений и о недопустимом положении с подготовкой кадров палеоботаников и ботанико-географов в наших вузах; в связи с этим необходимо усилить популяризацию (особенно среди студентов биологических факультетов) изучения истории растительности и флоры, как одной из увлекательнейших областей ботанических исследований, имеющей большое теоретическое и практическое значение.

Всесоюзное ботаническое общество обратилось в ВЦСПС с просьбой содействовать организации научного туризма за границу с целью посещения членами ВБО ботанических учреждений и садов и знакомства с объектами, представляющими интерес в ботаническом отношении. Обсуждается вопрос об организации в 1965 г. научно-туристической экскурсии ботаников в Англию для посещения ботанических садов в Кью и Эдинбурге.

Президиум ВБО рассмотрел вопрос о реализации имеющихся на складе Общества экземпляров номеров Ботанического журнала за 1916—1948 гг. Решено обратиться к отделению Общества и по их заявкам бесплатно рассылать (со взиманием лишь почтовых расходов на рассылку) необходимые для членов ВБО номера журнала.

Всесоюзное
ботаническое общество,
Ленинград.

А. А. Юнатов и Б. А. Юрцев.

(Получено 16 XII 1964).

УДК 006.3 (477)

ТРЕТИЙ СЪЕЗД УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

С 11 по 14 мая 1964 г. в Киеве состоялся очередной III делегатский съезд Украинского ботанического общества — республиканского филиала Всесоюзного ботанического общества. Съезд подытожил работу Общества за отчетный период (II съезд проходил в 1960 г.) и наметил перспективы дальнейшей работы украинских ботаников.

В работе съезда приняли участие 77 (из 87 избранных) делегатов, которые представляли все отделения и группы Украинского ботанического общества. Наиболее многочисленными отделениями Общества являются: Киевское (225 действительных членов и 92 члена-корреспондента), Харьковское (соответственно 98 и 25), Львовское (51 и 16), Днепропетровское (35 и 20) и т. д. Всего к открытию съезда в Украинском ботаническом обществе насчитывалось 27 отделений и групп, охватывающих 874 члена и члена-корреспондента.

После избрания рабочих органов съезда с приветствием от имени Отделения общей биологии АН УССР выступил академик-секретарь отделения А. В. Топачевский. С первым докладом «Задачи Украинского ботанического общества в свете решений декабрьского (1963) и февральского (1964) Пленумов ЦК КПСС» выступил председатель Украинского ботанического общества акад. АН УССР Д. К. Зеров.

Отчет о деятельности Украинского ботанического общества за период, истекший со времени работ II съезда, сделал ответственный секретарь Общества А. П. Барбарич. Докладчик детально охарактеризовал ту большую работу, которую проводит Украинское ботаническое общество в мобилизации научной общественности Украины на осуществление важнейших теоретических исследований во всех главных направлениях ботанической науки и внедрение результатов исследований в практику сельского хозяйства, промышленности и медицины. Украинское ботаническое общество силами своих членов на местах активно претворяет в жизнь задачи, поставленные перед советской наукой Программой Коммунистической партии Советского Союза.

За отчетный период членами Украинского ботанического общества в области физиологии и биохимии растений достигнуты значительные успехи в разработке новых приемов регулирования физиолого-биохимических процессов в растениях при помощи новых физиологически активных веществ, новых способов предотвращения хлороза в растениях, методов определения жизнедеятельности озимых культур в процессе их перезимовки и т. д.

В области генетики, цитологии и эмбриологии растений завершены исследования по изучению развития генеративных органов, образования семян и плодов в некоторых группах покрытосемянных растений, имеющих народнохозяйственное значение, созданы и размножены высокопроизводительные полиплоидные и гетерозисные формы сельскохозяйственных растений: сахарной свеклы, кукурузы, ржи.

В области изучения флоры и растительности закончено составление 12-томной «Флоры Украины», в начале 1965 г. выходит в свет второе издание «Определителя высших растений УССР», подготовлен к печати 5-томный «Определитель грибов УССР», проведены комплексные экспедиции по изучению опыта степного лесоразведения.

Кроме научной работы, члены Общества принимали активное участие в общественной работе, в популяризации ботанических знаний среди широких слоев населения, в периодической прессе, выступлениях по радио и телевидению, чтении лекций. За это время членами Общества прочтено более 1000 лекций в городах и селах республики. Общественную и популяризаторскую работу Украинское ботаническое общество проводит в контакте с республиканским обществом «Знание», Обществом охраны природы и содействия развитию природных богатств, Украинским географическим обществом, Обществом советско-болгарской дружбы и др. Почти ежегодно Украинское ботаническое общество организует специальные экскурсии для ботаников по территории республики, а также ботанические туристские экскурсии в зарубежные страны. Такие экскурсии проведены в придунайские страны и повторно в Чехословакию и Болгарию.

На протяжении всего отчетного периода Украинское ботаническое общество поддерживало самые тесные связи с Советом Всесоюзного ботанического общества, перед которым оно ежегодно отчитывается, обменивается печатными изданиями и другой информацией.

Съезд заслушал доклад ревизионной комиссии (докладчик В. И. Чопик).

Кроме пленарных заседаний, на съезде работали две секции: секция флоры и растительности с подсекцией низших растений и секция физиологии растений. Всего на пленарных заседаниях и на секциях заслушано 48 докладов, а в их обсуждении приняли участие 43 человека.

По отчетным докладам съезд принял развернутую резолюцию, одобрил работу правления Украинского ботанического общества. Съезд выразил глубокую благодарность А. И. Барбаричу за добросовестную многолетнюю работу в качестве ответственного секретаря Общества.

Тайным голосованием съезд избрал руководящие органы Украинского ботанического общества: правление и президиум.

В правление Украинского ботанического общества избраны: И. С. Амелин (Львов), А. Л. Барановский (Житомир), А. И. Барбарич (Киев), А. Ф. Бачурина (Киев), А. Л. Бельгард (Днепропетровск), Г. И. Билык (Киев), И. П. Белоконов (Киев), Д. М. Гродзинский (Киев), И. А. Добровольский (Кривой Рог), Б. В. Заверуха (Киев), Д. К. Зеров (Киев), В. П. Зосимович (Киев), М. В. Клоков (Киев), Г. В. Козий (Львов), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Киев), К. Ю. Кострюкова (Киев), М. И. Котов (Киев), М. М. Круцкий (Каменец-Подольск), А. С. Лазаренко (Львов), А. Л. Лыпа (Киев), И. А. Макодеба (Днепропетровск), К. А. Малиновский (Львов), А. Н. Матвеев (Харьков), Ф. П. Мацков (Харьков), Я. С. Модилевский (Киев), Г. Х. Молотковский (Черновицы), Г. М. Мордвинова (Киев), С. А. Мулярчук (Нежин), В. В. Назарова (Полтава), А. С. Оканенко (Киев), А. Н. Окснер (Киев), В. В. Осичнюк (Киев), Н. М. Пидопличко (Киев), И. П. Погребняк (Одесса), Ю. Н. Прокудин (Харьков), Д. Ф. Проценко (Киев), Н. И. Рубцов (Ялта, Никитский сад), Д. И. Сакало (Мелитополь), П. Г. Сидоренко (Киев), И. С. Сидорук (Черкасы), К. М. Сытник (Киев), В. А. Сурков (Херсон), Ф. К. Тихомиров (Одесса), А. В. Топачевский (Киев), П. А. Трибун (Павло-Франковский), В. И. Чопик (Киев), Г. С. Чугуева (Белая Церковь), М. С. Шалыт (Симферополь), Т. В. Ярошенко (Харьков), О. С. Ясюлевич (Бердичев).

В президиум Украинского ботанического общества избраны: И. С. Амелин, А. Л. Бельгард, Г. И. Билык, И. П. Белоконов, Д. М. Гродзинский, Д. К. Зеров, К. Ю. Кострюкова, М. И. Котов, А. Л. Лыпа, Г. Х. Молотковский, Г. М. Мордви-

цева, А. Н. Оксер, П. Г. Сидоренко, Н. М. Пидопличко, И. И. Погребняк, Ю. Н. Прокудин, А. В. Топачевский, Д. Ф. Проценко, В. И. Чопик.

В состав ревизионной комиссии избраны: И. В. Артемчук (Черновицы), Д. Н. Доброчаева (Киев), З. М. Климовицкая (Киев), Н. А. Кохно (Киев), В. М. Мельничук (Львов), Л. К. Полищук (Киев), П. М. Потульничкий (Киев).

На первом заседании правления УБО были избраны: председатель — Д. К. Зеров, заместители председателя — И. П. Белоконь, И. С. Амелин, А. Л. Бельгард, Д. М. Гродзинский, Ю. Н. Прокудин, секретари — П. Г. Сидоренко, В. И. Чопик, В. В. Осипнюк; казначей — Г. М. Мордвинцева и библиотекарь — Б. В. Заверуха.

На заседании ревизионной комиссии председателем избран Н. А. Кохно, секретарем П. М. Потульничкий.

Для делегатов съезда были организованы три экскурсии: в Канев в государственный заповедник и на могилу великого украинского поэта Т. Г. Шевченко, на Киевскую овощную фабрику, где делегаты ознакомились с гидропонным способом выращивания овощей, и в Центральный республиканский ботанический сад АН УССР в связи с его официальным открытием.

А. И. Барбарич и В. И. Чопик.

Украинское
ботаническое общество,
Киев.

(Получено 13 XII 1964).

ИНФОРМАЦИЯ, ПОСТУПИВШАЯ В РЕДАКЦИЮ ЖУРНАЛА ПРИ ПЕЧАТАНИИ НОМЕРА

При Академии педагогических наук создана Предметная комиссия по биологии, в состав которой вошли следующие ботаники: В. Д. Александрова, Ф. Х. Бахтеев, П. А. Генкель, М. М. Голлербах, П. Н. Головин, П. И. Гунар, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Л. В. Кудряшов, Б. А. Рубин, В. В. Сахаров, Ф. Д. Сказкин, Б. А. Тихомиров.

На состоявшемся в Москве первом заседании Предметной комиссии было принято решение поручить Всесоюзному ботаническому обществу составление проекта учебной программы по ботанике для средней школы.

VOL. L

APRIL 1965

№ 4

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R

CONTENTS

	Page
T. A. Glagoleva, N. S. Mamushina and O. V. Zalensky. After-effect of temperature on the character of C ¹⁴ metabolism in <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chick. (4 textfigures)	461
M. A. Baranova. New data on the <i>Ulmaceae</i> from the Upper Miocene flora of the Primorskaja Territory of the R.S.F.S.R. (3 plates)	473
G. A. Yelina and T. K. Yurkovskaya. On the bogs along the White Sea coast in Karelia. (10 textfigures)	486
I. V. Makarova. Characteristic features of the diatom flora of the Black Sea, the Azov Sea and the Caspian Sea plankton. (2 textfigures)	498
A. G. Gaelf and N. A. Voronkov. Root-system of pine <i>Pinus silvestris</i> L. on the sandy soils in Kazakhstan and along the Don river. (10 textfigures)	503
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	517
O. V. Ivanov. «Gravitrón», an automatic laboratory instalment for the long-term continuous registering of the biomass of a plant and the simultaneous determination of the amount of water absorbed by its root system. (4 textfigures). (517).	
REPORTS	523
V. A. Gavriluk. A contribution to the biology of the parasitic plant <i>Boschniakia rossica</i> (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. (3 textfigures). (523). — A. K. Torrev. True mushroom <i>Agaricus campestris</i> Fr. as a physiological stimulant of plants. (528). — N. Y. Khvalina. <i>Ambrosia psilostachya</i> DC. in the Saratov Region. (1 textfigure). (532). — K. Brundza. Indicative geobotanical investigations of fens and peat-bog meadows in Lithuanian S.S.R. (2 textfigures). (534). — I. V. Kriukova. On some legumes rare and new for Crimea. (1 textfigure). (538). — F. H. Bakhteyev. <i>Hordeum lagunculiforme</i> s. str. from the Neolithic deposits of Switzerland. (3 textfigures). (541). — I. S. Safarov. <i>Gleditsia caspica</i> Desf. (1 textfigure). (543). — B. A. Tomilin. Mushrooms of some plant communities of the mountain massif Derezhkin Kamenj (Middle Urals). (546). — U. E. Alexeyev. Patches of mountain steppes in the South Urals. (2 textfigures). (551). — K. S. Asadov. A new locality of occurrence of <i>Geranium gracile</i> Ledeb. in the Caucasus. (2 textfigures). (556). — E. S. Chavchavadze. The morphology of horizontal and tangential cell walls in the medullar rays of conifers; nomenclature and classification. (5 textfigures). (558). — L. A. Smoljyaninova. The herbarium of Marschall von Bieberstein. (564). — T. M. Gold. A contribution to the biology of <i>Leontice odessana</i> Fisch. in the environs of Odessa. (1 textfigure). (565). — K. V. Kiseleva. Aspen woods in the Klin-Dmitrov Hills (NNW of Moscow) and their dynamics. (567). — A. D. Smirnova. Spring-water bogs in the environs of the settlement Sredniaya Usva (Middle Urals). (571). — E. V. Schiffers. On the history of botanical mapping in the U.S.S.R. (A brief information). (576).	
REVIEWS	577
A. M. Semenova-Tian-Shanskaya. The use of botanical methods in the archaeological and palaeoclimatological investigations. (577). — N. N. Kaden. On the new carpological classification proposed by R. E. Levina. (579). — B. A. Tomilin. M. Moser. Ascomyceten. IIa. 1963. (582).	

HISTORY OF SCIENCE	Page
A. I. Barbarich and O. V. Zaychenko. Afanasiy Semenovich Rogovich (18 I 1812—28 IV 1878). (585).	585
PERSONALIA	
M. M. Jakubziner, T. I. Fedotova and P. P. Chesnokov. To the memory of G. E. Spangenberg-Spagorov. (For his 75th birthday). (588).	588
INTERNATIONAL CONGRESSES, CONFERENCES AND SYMPOSIA	
B. T. Matiyenko. IIIrd European Regional Conference on Electronic Microscopy. Prague, August 26 — September 3, 1964. (590).	590
CHRONICLE	
V. S. Sokolov. At the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the Armenian S.S.R. (595).	595
AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.	
A. A. Junatov and B. A. Jurtzev. Chronicle. (599). — A. I. Barbarich and V. I. Chopik. Third Conference of the Ukrainian Botanical Society. (600).	599

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Т. А. Глаголева, Н. С. Мамушина и О. В. Заленский. Последствие температуры на метаболизм углерода C^{14} у <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chick (С 4 рис.)	461
М. А. Баранова. <i>Ulmaceae</i> верхнемиоценовой флоры Приморья, новые данные. (С 3 табл. рис.)	473
Г. А. Елина и Т. К. Юрковская. О прибрежном болоте Карелии. (С 10 рис.)	486
Н. В. Макарова. Особенности флоры диатомовых водорослей планктона Черного, Азовского и Каспийского морей. (С 2 рис.)	498
А. Г. Гасель и Н. А. Воронков. Корневая система сосны <i>Pinus silvestris</i> L. на песчаных почвах Казахстана и Дона. (С 10 рис.)	503
МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	517
О. В. Иванов. «Гравитрон» — автоматическая лабораторная установка для длительной непрерывной регистрации изменений биомассы растений с одновременным учетом количества воды, поступающей в корневую систему. (С 4 рис.)	517
СООБЩЕНИЯ	523
В. А. Гаврилюк. К биологии паразита <i>Boschniakia rossica</i> (Cham. et Schlecht.) V. Fedtsch. (С 3 рис.). (523). — А. К. Торев. Шампиньон как стимулятор роста и развития растений. (528). — Н. Я. Хвалица. <i>Ambrosia psilostachya</i> DC. в Саратовской области. (С 1 рис.). (532). — К. Брундза. Индикационные геоботанические исследования низинных болот и торфянистых лугов в Литовской ССР. (С 2 рис.). (534). — Н. В. Крюкова. О некоторых редких и новых для Крыма бобовых. (С 1 рис.). (538). — Ф. Х. Бахтеев. <i>Hordeum lagunculiforme</i> s. str. из швейцарских неолитических отложений. (С 3 рис.). (541). — И. С. Сафаров. Каспийская гледичия <i>Gleditsia caspica</i> Desf. (С 1 рис.). (543). — Б. А. Томилли. Шляпочные грибы некоторых растительных сообществ «Денежкина Камня» (Средний Урал). (546). — Ю. Е. Алексеев. Фрагменты горных степей на Южном Урале. (С 2 рис.). (551). — К. С. Асадов. Новое местонахождение <i>Geranium gracile</i> Ledeb. на Кавказе. (С 2 рис.). (556). — Е. С. Чавчавадзе. Морфология горизонтальных и тангентальных стенок клеток сердцевинных лучей хвойных. Номенклатура и классификация. (С 5 рис.). (558). — Л. А. Смольянинова. Гербарий Маршала Биберштейна. (564). — Т. М. Гольд. О биологии <i>Leontice odessana</i> Fisch. в окрестностях Одессы. (С 1 рис.). (565). — К. В. Киселева. Осинники Клиско-Дмитровской гряды и их динамика. (567). — А. Д. Смирнова. Ключевые болота окрестностей поселка Средняя Усьва (Средний Урал). (571). Е. В. Шифферс. К истории геоботанического картирования в СССР (справка). (576).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	577
А. М. Семенова-Тян-Шанская. Применение ботанических методов при археологических и климатологических исследованиях. (577). — Н. Н. Кадеп. О новой карпологической классификации <i>P. E. Левиной</i> . (579). — Б. А. Томилли. М. Мозер. Сумчатые грибы. 1963. (582).	
ИСТОРИЯ НАУКИ	585
А. И. Барбарич и О. В. Зайченко. Афанасий Семенович Рогович. (18 I 1812—28 IV 1878). (585).	
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ	588
М. М. Якубинер, Т. И. Федотова и П. П. Чесноков. Памяти Г. Е. Спангенберга-Спагорова. (К 75-летию со дня рождения). (588).	
МЕЖДУНАРОДНЫЕ КОНГРЕССЫ, КОНФЕРЕНЦИИ И СИМПОЗИУМЫ	
Б. Т. Матийенко. III Европейская региональная конференция по электронной микроскопии. Прага, 26 VIII—3 IX 1964 г. (590).	
ХРОНИКА	595
В. С. Соколов. В Ботаническом институте Академии наук Армянской ССР. (595).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	599
А. А. Юнатов и Б. А. Юрцев. Хроника ВБО. (599). — А. И. Барбарич и В. И. Чопик. Третий съезд Украинского ботанического общества. (600).	
Информация.	602